Über das
Zustandekommen spiraliger Blattstellungen
bei dikotylen Keimpflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VON DER PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

FRIEDRICH-WILHELMS-UNIVERSITÄT ZU BERLIN

GENEHMIGT

UND

NEBST DEN BEIGEFÜGTEN THESEN

ÖFFENTLICH ZU VERTEIDIGEN

am 29. Juli 1890

VON

Bernhard Rosenplenter
aus Magdeburg.

OPPONENTEN:

Hr. Dr. med. J. Schwarz, prakt. Arzt.
- Cand. phil. F. Damerow.
- Cand. med. O. Flemming.

BERLIN.
Buchdruckerei von Gustav Schade (Otto Francke).
Linienstr. 158.

Seinen teuren Eltern

in dankbarer Liebe gewidmet

vom

Verfasser.

Bevor wir mit der Bearbeitung vorliegenden Themas, die Entwickelung der Blattspirale bei Dikotylen aus mechanischen Prinzipien abzuleiten, beginnen, müssen wir uns zunächst die Frage vorlegen, ob überhaupt die Möglichkeit einer solchen Ableitung vorhanden ist, und woraus wir dieselbe erschliessen. Weshalb behaupten wir nicht, z. B. die Form der Inflorescenz stets mit denselben Prinzipien erklären zu können? — Hier begnügen wir uns einfach damit, die besondere Art des Blütenstandes als eine morphologische Eigentümlichkeit der Pflanze darzustellen, eine Beantwortung der Frage, weshalb das eine Mal eine Dolde, das andere Mal eine Traube entsteht, erscheint uns von vornherein unmöglich. Wenn wir uns daher in unserem Falle bei einer solchen Auffassung nicht beruhigen können, so müssen wir wohl bestimmte Gründe dafür haben. Nehmen wir einmal an, wir treten an das Thema heran, ohne von früheren hierhergehörigen Untersuchungen[1]) etwas zu wissen, und wir begännen damit, bei den einzelnen Pflanzen geeignete Quer- und Längsschnitte genau zu studieren. Gar bald fällt es uns auf, dass trotz der scheinbar fast vollständig übereinstimmenden Anfangsstadien bei den Keimpflanzen der Dikotylen die Entwickelungen in den einzelnen Fällen oft sehr verschieden sind. Da-

---

[1]) Als solche sind zu nennen:

1. Schwendener: Mechanische Theorie der Blattstellungen (Leipzig 1878), ein Werk, auf das die ganze vorliegende Untersuchung sich stützt, und auf das ich infolge dessen häufig zu verweisen haben werde.
2. Schwendener: Wechsel der Blattstellungen an Keimpflanzen von Pinus. (Verhandlungen des botanischen Vereins der Provinz Brandenburg (1879).
3. A. Weisse, Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen an Axillarknospen. (Flora 1889, Heft 2).
4. Zu vergleichen ist auch: Wilh. Hofmeister: Allgemeine Morphologie der Gewächse (Handbuch der physiologischen Botanik, 1. Band, 2. Abteilung, Leipzig 1868).

bei zeigt sich aber, dass bei sich sonst sehr nahe stehenden Pflanzen, Arten einer Gattung z. B., die Typen oft grosse Differenzen zeigen, während dieselben bei sonst weit verschiedenen Pflanzen genau übereinstimmen. Schon diese Thatsache vermag in uns einigen Zweifel bei dem Versuche erregen, die verschiedenen Typen als morphologische Eigentümlichkeiten anzusehen. Weit wichtiger jedoch als diese Betrachtung ist eine andere: Man mag einen Querschnitt ins Auge fassen, welchen man will, bei den verschiedensten Typen, stets zeigt sich ein charakteristisches Moment, der Kontakt der jüngsten Organe mit den älteren. Sehen wir uns nun in der Litteratur um, so finden wir, dass auch schon Schwendener sein Augenmerk auf diesen wichtigen Punkt richtete. In seinen „Blattstellungen“ (pag. 54) lesen wir: „An Achsen, welche in ziemlich raschem Erstarken begriffen sind, wobei gewöhnlich das Grössenverhältnis zwischen Organ und Stengelumfang ins Schwanken gerät, beobachtet man häufig ganz unregelmässige Stellungen, welche gewöhnlich bis zur vollen Entfaltung der Organe erhalten bleiben. Sind die Blätter relativ klein, so ist die Unregelmässigkeit meist derart, dass von Quirlen oder Spiralen gar nicht mehr die Rede sein kann. Aber nichts destoweniger schliessen sich solche Blätter in der Anlage unmittelbar an einander an, ganz wie bei gewöhnlicher Stellung. Die Regelmässigkeit der Stellung wird also geopfert, Grundwendel und Spiralen verlieren sich, beständig ist nur der Kontakt mit den vorhergehenden Anlagen.“ So kann man schon aus der Konstanz des Kontaktes den Schluss ziehen, dass er wahrscheinlich bei der Anlage der jungen Organe von Bedeutung ist. Zur Gewissheit wird uns diese Wahrscheinlichkeit durch folgende Betrachtung: Wenn die jüngsten Organe, so klein sie auch noch sein mögen, oberhalb ihrer Insertionsstelle einerseits mit dem Stammscheitel in Berührung stehen, andererseits aber mit den schon eine gewisse Festigkeit besitzenden älteren Organen, so müssen sie sich bei weiterem Wachstum dadurch Raum verschaffen, dass sie die letzteren auseinanderdrängen. Dabei stossen sie auf einen Widerstand, folglich üben sie einen Druck auf den Stammscheitel aus. Nun nimmt während dieser Zunahme der Organe aber auch der Stammscheitel eine grössere Dimension an; die Folge davon ist eine Vergrösserung des eben konstatierten Druckes; und bringt der Stamm-

scheitel nun auch noch neue Organe zur Entwickelung, so pressen sich nunmehr die zuletzt angelegten Blätter nur um so fester an diese an.

Wären nun die jüngsten Organe so zart gebaut, dass man sie gleichsam als in einem zähflüssigen Zustande befindlich ansehen könnte, so würde sich der Druck der einzelnen Organe ausgleichen, und auch ihre Gestalt würde sich dann vollständig nach den gegebenen Verhältnissen richten. Ein jeder Punkt der Oberfläche des Stammscheitels würde einen bestimmten Bruchteil des Gesamtdruckes zu erleiden haben. Da dies nun nicht der Fall ist, die jüngsten Anlagen vielmehr als wirkliche Organe wirken, so können sie bei ihrem zarten Bau wohl eine gewisse Nachgiebigkeit zeigen, jedoch ist diese eine begrenzte. Daraus folgt, dass zwar der Stammscheitel ringsum eingeschlossen, dieser Einschluss aber kein gleichmässiger ist. Zwischen den einzelnen Organen zeigen sich grössere und kleinere Lücken.

Ferner aber stehen die jüngsten, dem Scheitel anliegenden Organe nicht alle in gleicher Höhe. Da nun ein Blatt eine um so grössere Nachgiebigkeit zeigt, in je weiterer Entfernung von der Basis ein Druck auf dasselbe einwirkt, so üben die jüngsten Blätter auf die verschiedenen Punkte eines Querschnittes durch den Stammscheitel einen verschiedenen Druck aus. Somit befinden sich also auf der Oberfläche des Scheitels Stellen stärkeren und solche niedrigeren Druckes, letztere bei Vorhandensein von Lücken stets in diesen. Aus unserer Betrachtung ergiebt sich also als notwendige Folge des Kontaktes eine derartige ungleichmässige Beeinflussung der verschiedenen Punkte des Stammscheitels.

Aber was hat das mit der Anlage der neuen Organe zu thun? — möchten wir zunächst geneigt sein zu fragen. — Es lehrt nun die Beobachtung, dass die organbildende Kraft des Stammscheitels durch äusseren Druck gehemmt werden kann[2]). Solche äussere Druckkräfte haben wir hier soeben konstatiert, somit ergiebt sich für uns der Schluss, dass der Scheitel an den Wirkungsstellen derselben seine Thätigkeit mehr oder weniger einstellt und die neuen Organe da zur Anlage bringt, wo der äussere Druck der geringste ist.

---

[2]) Ich möchte hier nur z. B. an die Kolben verschiedener Araceen erinnern, wo durch die Spatha ein derartiger Druck ausgeübt wird.

Wo ist letzteres nun der Fall, wie erkennt man, wo sich die Stelle niedersten Druckes befindet? — Wie man bei einem Gebäude die Festigkeit der oberen Teile nicht für sich in Erfahrung bringen kann und erst den Unterbau prüfen muss, so auch hier. Wollen wir bei einem beliebigen Querschnitt voraussagen, wo das Minimum des Druckes liegt, und infolge dessen die Anlage eines neuen Organs wahrscheinlich ist, so müssen wir die Stellungsart der älteren Blätter berücksichtigen. Es ist nun aber der Unterbau bei unseren Betrachtungen durchaus nicht überall derselbe, wir können daher mit einer allgemeinen Ableitung nichts erreichen, wir müssen vielmehr in jedem einzelnen Falle den Aufbau vom „Fundament" aus verfolgen. Als solches sehen wir eine Keimpflanze an, bei der nur die beiden Kotyledonen entwickelt sind, die den Stammscheitel zwischen sich bergen. Eine solche Keimpflanze bildet also für uns stets den Ausgangspunkt.

In diesem, scheinbar doch noch so einfachen Stadium bieten sich schon die grössten Mannigfaltigkeiten dar, jede auch nur zu erwartende Stellungsart findet sich verwirklicht:

1. Im einfachsten Falle stehen beide Kotyledonen in gleicher Höhe, ihre Medianen, d. h. also die Verbindungslinien des Mittelpunktes des Stengels [auf einem Querschnitt] mit der Mitte des Centralgefässbündels, bilden einen Winkel von 180°. Die Hauptachsen ihrer Insertionsflächen, worunter ich bei den in der Regel nierenförmigen Flächen eine durch das centrale Gefässbündel des Blattes gehende Parallele zu der beide Ränder berührenden Tangente verstehe, liegen hierbei horizontal. Es sind zwei Symmetrieebenen vorhanden, die eine ist die gemeinsame Medianebene der Kotyledonen, die zweite, gleichfalls die Achse des Stengels enthaltende, steht auf der ersteren senkrecht.

2. Eine zweite Art des Unterbaues unterscheidet sich von der eben geschilderten dadurch, dass die Kotyledonen nicht in gleicher Höhe stehen. Infolge dessen ist hier auch nur die erstere der oben genannten Symmetrieebenen vorhanden.

3. Eine weitere Abweichung von dem zuerst geschilderten Unterbau zeigt sich darin, dass die Medianen der Kotyledonen nicht einen Winkel von 180° bilden. Auch hier ist nun nur noch eine Symmetrieebene möglich, dieselbe wird durch die Halbierungslinie des Winkels der Keimblattmedianen bestimmt.

4. Wieder eine andere Art des Unterbaues kommt dadurch zustande, dass die Hauptachsen der Insertionsflächen der Kotyledonen aus der Horizontalen herausrücken, mit derselben also einen mehr oder weniger grossen Winkel bilden. Eine solche Insertionsweise wollen wir fernerhin stets als „schiefe“ bezeichnen[3]). Hier ist gleichfalls nur eine Symmetrieebene vorhanden, dieselbe steht senkrecht auf der gemeinschaftlichen Medianebene der Kotyledonen. Die Hauptachsen der Insertionsflächen steigen in ungleichem Sinne auf, die eine von rechts nach links, die andere von links nach rechts (beide dabei in demselben Sinne, z. B. von aussen, betrachtet).

5. Schliesslich kommen auch Vereinigungen der letzteren Stellungsarten vor, die Kotyledonen stehen in ungleichem Niveau, und ausserdem bilden entweder ihre Medianen keinen Winkel von 180°, oder besitzen eine schiefe Insertion. In diesen Fällen ist überhaupt keine Symmetrieebene mehr vorhanden.

Im Anschluss hieran möchte ich noch zu 3 und 4 einiges hinzufügen. In günstigen Fällen sind beide Stellungsarten schon mit blossem Auge zu konstatieren. Jedoch gelangt man auf diese Weise zu keinem genauen Resultat. Um letzteres zu erreichen, muss man vielmehr den Querschnitt einem genauen Studium unterziehen. Ein solcher zeigt nun in beiden Fällen fast dieselbe Figur. Das Charakteristische derselben besteht darin, dass die Kotyledonen auf der einen Seite des Stengels noch im Zusammenhang stehen, während dies auf der entgegengesetzten Seite nicht mehr der Fall ist. Während aber bei schief inserierten Kotyledonen die Verbindungslinie der beiden centralen Gefässbündel durch die Mitte des Stammes geht, ist dies bei Kotyledonen, deren Medianen keinen Winkel von 180° bilden, nicht der Fall.

Nachdem wir nun so alle hier in betracht kommenden Arten des Unterbaues kennen gelernt haben, sind wir, wie wir später sehen werden, in der Lage, in jedem einzelnen Falle die Stelle, beziehungsweise Stellen niedersten Druckes mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit anzugeben; dementsprechend beobachten wir nun auch die Anlage eines einzelnen Blattes oder eines Blattpaares. Somit ist also das „Wo“ der Entwickelung des

---

[3]) cfr. A. Weisse.

nächsten Organes durch den Unterbau bedingt, wie verhält es sich nun aber mit dem „Wie“? — Betrachten wir z. B. den Fall, wo eine einzige Stelle niedersten Druckes vorhanden ist und demzufolge ein einzelnes Blatt angelegt wird. In welcher Weise sich dies entwickelt, ist aus der Art des Unterbaues nicht zu ersehen, bei demselben Unterbau könnte es entweder den Stengel vollständig umschliessen, oder aber nach Erlangung einer gewissen Grösse das Wachstum einstellen. Somit kommt ein zweites wichtiges Moment hinzu: die relative Grösse der Organe. Bei Betrachtung der verschiedenen Querschnitte fällt es uns auf, dass bei einer Pflanze Organe derselben Art stets in demselben Verhältnis zum Stengelumfang stehen. So besitzen z. B. alle Laubblätter eines Sprosses annähernd dasselbe Grössenverhältnis zum Umfang des letzteren. Wir ziehen daraus den Schluss, dass die relative Grösse gleicher Organe etwas morphologisch Gegebenes ist; verschiedenartige Organe zeigen dagegen in der Mehrzahl der Fälle auch eine verschiedene Grösse. Dieses Verhalten ist eine derartig stichhaltige Regel, dass mit der plötzlichen Aufeinanderfolge verschiedenartiger Organe auch ein plötzlicher Wechsel in der relativen Grösse verbunden ist. Mit solch einem Fall haben wir es hier zu thun: Kotyledonen und Laubblätter sind verschiedenartige Organe, infolge dessen kann es auch nicht überraschen, wenn wir ein verschiedenes Grössenverhältnis der Basen bei ihnen beobachten. Nun ist das Verhältnis der Kotyledonen stets nahezu dasselbe, denn diese Organe umfassen ja den Stengel jedes etwa bis zur Hälfte, die Änderung der Grösse kann also nur bedingt werden durch die Laubblätter. So ist die Grösse der Kotyledonen das Feststehende, die Grösse der Laubblätter wird darauf bezogen. Bei verschiedener Ausbildung der Basen beider Arten von Organen sind also entweder die Basen der Laubblätter grösser als die der Kotyledonen, oder aber sie sind kleiner. Bei jedem dieser Fälle giebt es wieder zahlreiche Stufen. Jedoch ist die Zahl derselben immerhin eine begrenzte, und da ferner die Basen als lebende Organe kleinen Schwankungen zu Gunsten der Raumausfüllung unterliegen, so ist ein Unterschied bei relativ nahezu gleichen Basen nicht zu bemerken. Daraus folgt, dass die Zahl unserer Übergangstypen eine beschränkte ist. Bei jedem, das wollen wir noch einmal hervorheben, stehen

lauter gleiche, oder doch nur wenig verschiedene „Bausteine“ zur Verfügung.

So einfach der Aufbau nunmehr in der Theorie auch scheinen mag, so schwierig ist die Ausführung desselben, wenn ich so sagen soll, in der Praxis. Ist auch in den ersten Stadien der Keimpflanze die Stelle niedersten Druckes mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit zu erkennen, so kompliziert sich bei weiterem Aufbau der Vorgang oft dermassen, dass wir über blosse Vermutungen nicht hinauskommen. Hätten wir es mit Organen von makroskopisch leicht messbarer Grösse zu thun, so könnten derartige Ungewissheiten nicht vorkommen. Wir würden dann mit Hülfe eines Druckmessers die Stellen niederen Druckes ausfindig machen und hier die neuen Organe einfügen. Das ist nun aber, wie schon Schwendener in den „Blattstellungen“ hervorhebt, hier unmöglich, in keinem Falle können wir beweisen, dass der Druck auch wirklich so wirkt, wie wir es wahrscheinlich finden. Wir sind stets auf Schlüsse angewiesen. Statt, dass wir also bei Betrachtung eines Querschnittes aus der Beschaffenheit des Unterbaues und dem sich daraus ergebenden Minimum des Druckes den Ort des neuen Organes im Voraus ableiten, drehen wir das Verfahren um; wir untersuchen zunächst Keimpflanzen in einem bestimmten Stadium, sodann solche in einem späteren, und sehen so, wo die neuen Organe entstanden sind. Stimmt nun dieses Resultat in der Mehrzahl der untersuchten Fälle mit der vermuteten Wirkung überein, so wird damit die blosse Vermutung zur Wahrscheinlichkeit. Nachdem wir dann an besonders charakteristischen Exemplaren in dieser Weise Erfahrungen gesammelt haben, können wir sie auf weniger charakteristische übertragen. Das ist das Prinzip, mit dem Schwendener und im Anschluss daran Weisse die mechanischen Einwirkungen bei Axillarknospen aufzuklären sucht. Jedoch ist zu bemerken, dass die charakteristischen Fälle, aus denen die allgemeinen Regeln abgeleitet werden, bei unseren Untersuchungen nicht dieselbe Beweiskraft besitzen wie bei jenen. Dort steht der Scheitel der Knospe unter dem Einflusse von zwei vollständig verschiedenen Gebilden, dem Stengel und dem Tragblatt, es können sich somit dort Druckverschiedenheiten in einem solchen Grade bemerkbar machen, dass deren Vorhandensein kaum angezweifelt

werden kann. Hier jedoch sind derartige extreme Fälle nicht denkbar, die beiden Keimblätter sind gleichartige Organe, und wenn sie verschiedene Wirkung ausüben, so kann diese Verschiedenheit doch lange nicht den Grad erreichen wie dort. Auch in den Winkeln zwischen dem Stengel und den Keimblättern ist kaum eine Differenz wahrzunehmen, die bei Axillarsprossen oft in so charakteristischer Weise hervortritt. Aber nichtsdestoweniger genügen uns hier die weniger deutlichen Fälle, wenn wir sehen, dass trotzdem das Verhalten ein konstantes ist. Und diese Konstanz ist in der That vorhanden. Einer jeden Pflanzenart ist ein ganz bestimmter Übergangstypus eigen, nur geringe Abänderungen sind dabei zu konstatieren. Ganz „unregelmässige" Stellungen sind dagegen geradezu eine Seltenheit.

Somit können wir es also getrost versuchen, von den angegebenen Gesichtspunkten aus die einzelnen Übergangstypen zu schildern. Wir machen in der Anordnung derselben zwei grosse Unterabteilungen, in die eine stellen wir die Pflanzen, bei denen die Laubblattbasen grösser sind als die der Keimblätter, in die andere diejenigen, bei denen das Umgekehrte der Fall ist. Nachdem wir dann so das „Baumaterial" geordnet haben, beginnen wir den Aufbau auf den verschiedenen Arten des Unterbaues.

I. Die Laubblattbasen sind relativ grösser als diejenigen der Kotyledonen.

Was hier zunächst die Grössenzunahme der Blattbasis anbelangt, so richtet sich dieselbe, wie schon bemerkt, ganz nach der betreffenden Art. Man findet alle Übergänge von Blattbasen, die nur etwas mehr als halb den Stengel umfassen, bis zu solchen, bei welchen die Ränder der Basen auf der Hinterseite des Stengels noch ein ziemliches Stück übereinandergreifen. In den weitaus häufigsten Fällen ist jedoch das Grössenverhältnis derartig, dass etwa $^1/_3$ des Stengelumfangs frei bleibt. Letzteren Fall wollen wir deshalb zunächst ins Auge fassen. Schon bei der ersten Anlage der Blätter zeigt er ein charakteristisches Verhalten: Sogleich nach dem Auftreten des primären Zellhöckers zeigt sich zu beiden Seiten desselben ein wallartiges

Gebilde, das fast gleichmässig den Stengel bis zu $^2/_3$ seines Umfangs umfasst.

Diese Grösse ist nun das für die Pflanze morphologisch Gegebene, dieselbe bringt sie also sofort zum Ausdruck, wenn nicht die Anpassung an die Raumverhältnisse ein Abweichen veranlasst, d. h. also, wenn nicht das Organ in seiner Entwickelung durch ein anderes gehindert ist. Letzteres ist aber der Fall, wenn zwei Stellen gleichen niederen Druckes vorhanden sind. Wir wollen deshalb diesen Fall hier vorläufig ausser Acht lassen und zunächst denjenigen ins Auge fassen, wo nur eine solche Stelle sich markiert.

A. Die Kotyledonen sind so gestellt, dass ihre Medianen nicht einen Winkel von 180° einschliessen, oder aber dass die Hauptachsen ihrer Insertionsflächen nicht horizontal liegen.

Wie schon die Überschrift besagt, haben wir hier zwei Fälle zu unterscheiden, denjenigen, wo die Kotyledonen nicht genau opponiert und denjenigen, wo sie schief inseriert sind. Bei beiden stehen die Kotyledonen auf der einen Seite des Stengels noch im Zusammenhang, wenn dies auf der entgegengesetzten nicht mehr der Fall ist. Fragen wir uns nun zunächst, welche Stellung des 1. Blattes bei beiden Stellungsarten die wahrscheinliche ist! — Schon aus dem von Schwendener aufgestellten Prinzip der grösstmöglichsten Raumausnutzung geht hervor, dass Blatt 1 dort hervorspriesst, wo die Kotyledonen am ehesten auseinanderweichen. Das ist aber in beiden Fällen stets eine ganz bestimmte Stelle: bei Kotyledonen, deren Medianen keinen gestreckten Winkel bilden, der Punkt, wo die Halbierungslinie des konvexen Winkels den Stengel trifft, bei schief inserierten derjenige, wo die obere Begrenzungslinie der Insertionsflächen der Kotyledonen den tiefsten Punkt erreicht. — (Nehmen wir zur Verdeutlichung für die folgende Betrachtung an, der Beobachter befinde sich in einem Punkte der Halbierungslinie des Winkels der Keimblattmedianen auf der soeben angegebenen Seite des Stammscheitels). — Ebenso wie das Prinzip der Raumausnutzung, so bedingen auch die Druckverhältnisse bei beiden Arten des Unterbaues dieselbe Stellung des Blattes 1: Dass zunächst bei zwei Keimblättern, deren Medianen einen

konkaven Winkel bilden, auch die Resultanten ihrer Druckkräfte einen solchen einschliessen, leuchtet wohl ein. Das Gleiche ist aber auch bei der schiefen Insertion der Fall: Wir sahen oben, dass ein Blatt einen um so grösseren Druck auf ein Organ aus zuüben imstande ist, je mehr dieses seiner Insertionsstelle genähert ist. Nun ist ein Querschnitt durch den Stammscheitel auf der Seite, wo die Kotyledonen länger im Zusammenhang bleiben, am wenigsten weit von der oberen Begrenzungslinie der Kotyledoneninsertionsflächen entfernt, mithin dürfte hier auch wohl der Druck auf den Stammscheitel der stärkste sein. Somit wirken also die Resultanten der Druckkräfte der Kotyledonen nicht in der Richtung von deren Medianen, sondern mehr von jener Seite her. In beiden Fällen also ist dieselbe Druckwirkung zu konstatieren. Das Minimum des Druckes liegt beidemale an der Stelle, wo die Halbierungslinie des Winkels der Keimblattmedianen auf der Seite des Beobachters die Oberfläche des Stengels trifft. Hier sieht man demnach auch Blatt 1 hervorspriessen. (Fig. 1).

Während der Entwickelung des Blattes 1 setzt natürlich die ganze Keimpflanze und mithin auch der Stammscheitel sein Wachstum fort. Es kommt nunmehr zur Anlage des 2. Blattes, denn eine Rückkehr zu paarweise angeordneten Blättern ist nun nicht mehr möglich. Wo ist also Blatt 2 bei einem solchen Unterbau zu erwarten? — Bei der weiteren Ausbildung des 1. Blattes hat dieses den Druck der Kotyledonen zu überwinden. Der Hauptteil ist demselben weniger ausgesetzt, um so mehr aber die beiden Seitenteile. So wirkt also der besagte Blattwall gleichsam wie ein Keil zwischen Stammscheitel und Kotyledonen. Da nun infolge des Längenwachstums des Stengels die Bildungsstätte des 1. Blattes immer weiter von den Insertionsflächen der Kotyledonen abrückt, so können dieselben auch immer leichter nachgeben. Der Wall drängt folglich die Kotyledonen zur Seite, bis er seine volle Ausbildung erlangt hat. Somit ist nun der Scheitel bis auf ein Drittel vollkommen eingeschlossen, am festesten an der Stelle, wo sich der Hauptteil des Blattes befindet; denn da dieser die Blattränder an Stärke bedeutend übertrifft, so dürfte er sich auch wohl lange nicht so nachgiebig zeigen können als jene. Dafür haben die letzteren aber ein festes Widerlager an den Kotyledonen. Setzt nun aber

der Stengel sein Längenwachstum fort, so wird gar bald der Stammscheitel über die Stelle, wo die Kotyledonen noch in Verbindung stehen, emporgehoben, und auch in der Höhe der Bildungsstätte des 2. Blattes treten die Keimblätter in der Verlängerung der Mediane von Blatt 1 schon vom Stammscheitel zurück. Somit bieten sich auch hier wieder zwei Ursachen dar, die die Anlage des 2. Blattes auf dieser Seite bedingen, das Prinzip der Raumausfüllung und die Wirkung der Druckkräfte des 1. Blattes im Verein mit denen der Kotyledonen, denn es ist wohl wahrscheinlich, dass der Stammscheitel den geringsten Druck an der Stelle antrifft, welche die Ränder freigelassen haben. Diese Stelle beträgt aber, wie wir angenommen haben, noch $^1/_3$ des Stengelumfangs, es wäre also damit die Lage der Mediane des 2. Blattes noch nicht genügend festgelegt, wenn nicht die Resultanten der Druckkräfte der Kotyledonen von beiden Seiten her wirkten, in der Verlängerung der Mediane des 1. Blattes dagegen, wo die Keimblätter ja dicht über dem Bildungsherd des 2. Blattes auseinanderweichen, ihr Druck nur sehr gering wäre. So aber ist die Anlage des 2. Blattes in der Mediane zu erwarten. Und in der That macht sich hier auch stets der betreffende Zellhöcker bemerkbar. Damit ist die Stellung des 2. Blattes eindeutig bestimmt: Es steht mit dem 1. opponiert, aber in einem höheren Niveau. (Fig. 1).

Da nun die Grösse der Basis des 2. Blattes aus morphologischen Gründen gleich der des 1. ist, so markiert sich also nunmehr zu beiden Seiten des Zellhöckers auf der Oberfläche des Stengels wieder der besagte Blattwall. Zwar steht hier der Stengel noch unter dem Druck der Ränder des 1. Blattes; aber der Stengel ist ja inzwischen wieder um ein bestimmtes Stück in die Länge gewachsen, die Ansatzstelle des 1. Blattes hat sich immer mehr von der Insertionsstelle der Kotyledonen entfernt. Ebenso hat auch der Abstand der Ansatzstelle des 2. Blattes von der des 1. um ein gewisses, wenn auch beträchtlich kleineres Stück zugenommen. Aus der ersteren Betrachtung folgt, dass nunmehr die Ränder des 1. Blattes ihr festes Widerlager an den Kotyledonen verloren haben, (cfr. Fig. 1); sie sind jetzt auf sich selbst angewiesen; aus der zweiten, dass es nun dem Wall auch leichter wird, den ohnehin schon geringeren Widerstand jener Ränder zu überwinden. Somit steht also der

vollständigen Ausbildung des 2. Blattes weiter nichts im Wege. Dasselbe umfasst den Stengel etwa bis zu $^2/_3$ seines Umfangs, den übrigbleibenden Raum füllt der Hauptteil des 1. Blattes aus. Wie bei jenem, so zeigt vermutlich auch hier der Hauptteil wegen seiner bedeutend stärkeren Ausbildung die grössere Widerstandskraft, seine Ränder dagegen finden nun an denjenigen des 1. Blattes in derselben Weise ein Widerlager, wie jene dort an den Kotyledonen.

Was nun den Ort von Blatt 3 anbetrifft, so möchte man dasselbe zunächst über Blatt 1 erwarten, jedoch bedingen die Druckverhältnisse eine andere Stellung: Der Hauptteil des 2. Blattes liegt dem Stammscheitel fest an, ebenso die Ränder desselben, die in diesem Stadium noch immer eine feste Stütze an denen des 1. Blattes haben. Somit bleibt also für die Anlage des 3. Blattes noch der Raum von D—E der Fig. 4 übrig. Nun ist aber zu beachten, dass bei dem wallartigen Hervortreten der Ränder des 2. Blattes nur die Ränder des 1. Blattes zur Seite gedrängt sind, der Hauptteil aber nach wie vor dem Stammscheitel in der Mitte anliegt. Da nun das 1. Blatt schon eine gewisse Festigkeit erlangt hat, so vermag es die dreieckigen Lücken ACD und ABE nicht mehr auszufüllen. Es liegt noch eine Strecke weit von A dem Stengel an, muss sich dann aber von demselben entfernen. Somit entstehen also in der Nähe von D und E zwei Stellen, (G—C) und (F—B), wo der Druck, den der Stammscheitel zu erleiden hat, geringer ist als an den übrigen Teilen der Peripherie. Es liegt daher die Vermutung nahe, dass der Zellhöcker des 3. Blattes sich in einer dieser Lücken bemerkbar macht. Auch an beiden zugleich könnte sehr wohl je ein Zellhöcker über die Oberfläche des Scheitels hervortreten, nur müssten sich dann die beiden Gebilde den gegebenen Verhältnissen unterordnen und könnten somit ihre volle Ausbildung nicht erlangen. Ich habe dieses an sich wohl mögliche Verhalten niemals beobachtet, es macht sich hier deutlich das Bestreben der Pflanze bemerkbar, wenn irgend möglich, die Organe in normaler Grösse auszubilden. Kommt nun so aber jedesmal zunächst nur ein Blatt in einer Lücke zur Entwickelung, so liegt uns nunmehr die Frage ob, welche derselben die begünstigte ist.

Die Pflanze befindet sich hier, wenn man so sagen will, in

einem Zustande labilen Gleichgewichts, ein geringer Anstoss reicht hin, das Gleichgewicht nach einer Richtung hin zu zerstören. Kommt z. B. bei einer Pflanze zu der schiefen Insertion der Kotyledonen auch noch ein geringer Höhenunterschied in der Stellung derselben, so ist hier der Zweifel beseitigt. Es gewährt in diesem Fall der tiefer inserierte Kotyledo den ersten Blättern einen geringeren Widerhalt als der andere. Mithin gelangt das neue Blatt in der dem tiefer inserierten Kotyledo zugewandten Stelle niederen Druckes zur Anlage. In diesem Falle ist die Richtung der Spirale also von vornherein bestimmt. Anders verhält es sich dagegen, wenn ein solcher Höhenunterschied in der Insertion der Kotyledonen nicht vorhanden ist. Hier müssen wir annehmen, dass geringe Wachstumsverschiedenheiten der Ränder älterer Blätter die Richtung der Spirale festlegen.

Ich glaube hier einige Worte einschalten zu müssen, um mich gegen den Vorwurf zu sichern, die längst als irrtümlich erkannte Lehre Hofmeisters wieder in Anwendung zu bringen, nach welcher dieser die Grösse und Regelmässigkeit der Divergenzen aus der Eigentümlichkeit der Pflanze erklärt, stets einen bestimmten der beiden Blattränder kräftiger auszubilden, als den anderen. Eine solche, gleichsam aktive Bedeutung lege ich den Rändern entschieden nicht bei. Ich glaube zwar, dass bei der späteren Entwickelung eines Blattes sehr wohl der eine Rand sich kräftiger entwickeln kann als der andere, jedoch sind beide in der Anlage vollständig gleich. Trotzdem aber kann eins von diesen beiden gleichen jugendlichen Organen dann eine grössere Wirkung auf den Stammscheitel ausüben, wenn es ein festeres Widerlager hat, also gleichsam passiv. Wenden wir diese Betrachtung auf den vorliegenden Fall an, so sind die beiden Ränder des Blattes 2 an sich vollständig gleich wirksam, es ist durchaus nicht das Bestreben der Pflanze sichtbar, einem derselben den Vorzug zu geben. Hingegen ist das ältere Blatt 1 nun ja vollständig sich selbst überlassen, hier können also sehr wohl kleine Verschiedenheiten im Druck beider Ränder verhanden sein. Dann findet aber aueh der dem schwächer wirkenden Rande anliegende Rand des Blattes 2 ein nachgiebigeres Widerlager. Eine solche kleine Verschiedenheit mag hier aber vollkommen hinreichen, um den Ausschlag her-

beizuführen. Natürlich kann unter diesen Umständen von einer morphologischen Eigentümlichkeit der Pflanze, einen Rand zu bevorzugen, nicht die Rede sein, eine Beständigkeit im Abweichen nach einer bestimmten Richtung hin ist also von vornherein nicht zu erwarten. Diese Erwartung findet man denn auch vollständig bestätigt: Bei einer und derselben Pflanzenart findet man ebenso oft rechts- als linksläufige Spiralen.

So sehen wir also, dass die Frage, in welcher der beiden Lücken Blatt 3 zum Vorschein kommt, nur für die Richtung der Spirale von Belang ist. Da wir es hier aber nur mit dem Übergang zur Spiralstellung im allgemeinen zu thun haben, so ist es uns gleichgiltig, ob die Spirale rechts- oder linksläufig ist, wenn sie nur überhaupt klar zu Tage tritt. Wir können daher diese Frage verlassen und begnügen uns damit, zu konstatieren, dass Blatt 3 in einer der beiden Lücken, nehmen wir an, in der bei D der Fig. 4 zur Entwickelung kommt. (Fig. 2a.)

Es erfolgt nunmehr wieder in derselben Weise wie früher das Hervorwachsen des Blattwalls. Derselbe hat jedoch in diesem Falle nicht auf beiden Seiten gleiche Widerstände zu überwinden (Fig. 2a): auf der einen Seite lehnt er sich in seiner ganzen Ausdehnung gegen das Blatt 2, auf der andern dagegen garnicht oder nur zum kleineren Teil, vielmehr befindet sich hier die Lücke (A—E) der Fig. 4; es leuchtet also wohl ein, dass der Rand a des Blattes 3 (Fig. 2a), fester an den Stammscheitel gepresst wird, als derjenige bei Blatt 1 (b). Somit kann man sich vorstellen, dass in diesem Stadium auf den Stammscheitel von vier Seiten her vier verschiedene Druckkräfte einwirken. Den stärksten Druck übt der Hauptteil B des 3. Blattes, etwas schwächer ist der Druck des Randes a vor Blatt 2, der in seiner ganzen Ausdehnung sein Widerlager am Hauptteil dieses Blattes findet, noch schwächer dürfte der Druck des Randes b vor Blatt 1 sein, da dieser ein weniger festes Widerlager besitzt, und am schwächsten endlich der Druck an den von den Rändern freigelassenen Stelle, wo nur Teile älterer Blätter, in unserm Falle der Hauptteil des Blattes 2, mit dem Stammscheitel in Berührung stehen. Dabei ist aber zu beachten, dass der Blattwall des 3. Blattes keine Einwirkung auf die Mitte dieser Stelle ausgeübt hat, dass hier also das betref-

fende Blatt (2) dem Stammscheitel genau so anliegt, wie vorher der Hauptteil des 1. Blattes. Zu beiden Seiten der Mitte entstehen auch hier wiederum zwei Lücken. In einer derselben erfolgt die Anlage des 4. Blattes. Während es aber bei Anlage von Blatt 3 unentschieden war, in welcher der beiden Lücken das neue Blatt angelegt würde, dürfte dies hier keinem Zweifel unterliegen. Es leuchtet vielmehr ein, dass das Blatt 4 neben demjenigen Rande des 3. Blattes entsteht, von welchem der Scheitel den geringsten Widerstand erfährt, d. h. also neben b, bei (+) der Fig. 2a. Dementsprechend habe ich auch bei sämtlichen untersuchten Exemplaren die Anlage von Blatt 4 an dieser Stelle beobachtet. So stehen also stets Blatt 3 und Blatt 4 zu beiden Seiten der Mediane des Blattes 1 und zwar mit einer Divergenz von etwa $^1/_3$, da die Blatträndер hier ja immer $^1/_3$ des Stengelumfangs frei lassen.

Von nun an tritt der Einfluss des Blattes 1 zurück, die Blätter 2, 3 und 4 bestimmen den Ort der Anlage des Blattes 5 (Fig. 2b). Dieselbe ist der von Blatt 4 vollständig analog: Auch neben den Rändern des Blattes 4 entstehen wiederum die beiden bekannten dreieckigen Lücken, in deren einer das neue Blatt hervorspriesst. Auch hier findet, wie im vorhergehenden Stadium der eine Rand (d) ein weniger festes Widerlager an einem älteren Blatt; der andere dagegen (c) ein festeres an dem zuletzt gebildeten Blatt 3. Aus demselben Grunde wie oben, dürfte sich also wohl das Minimum des Druckes in der Lücke neben dem Rande d befinden, und demzufolge entwickelt sich auch Blatt 1 an dieser Stelle (bei + der Fig. 2b). Von nun an wiederholt sich der Vorgang: Blatt 2 verliert seinen Einfluss, dafür übt nunmehr Blatt 5 einen solchen aus. Die Blätter 3, 4 und 5 stehen nun aber genau so im Verhältnis zum Stammscheitel, wie vorher 2, 3 und 4, es erfolgt demnach die Anlage von Blatt 6 in der Entfernung von $^1/_3$ des Umfangs von 5 auf der Seite des Blattes 3 u. s. f. Jedesmal findet der eine Rand des jüngsten Blattes in seiner ganzen Ausdehnung sein Widerlager am zweitjüngsten, der andere Rand nur teilweise oder garnicht. Folglich entwickelt sich das neue Blatt jedesmal neben dem letzteren. Da nun so die stärker wirkenden Ränder homolog liegen, so ist mit Anlage des Blattes 3 bei diesem Typus die Spirale vollständig bestimmt.

Es findet sich dieser Typus in der Natur sehr häufig, z. B. bei 1. Lactuca sativa, 2. Anemone silvestris, 3. Cichorium Jntybus, 4. Geum virginianum, 5. Plantago maior, 6. Althaea officinalis, 7. Anchusa officinalis, 8. Pastinaca sativa, 9. Brassica oleracea, 10. Nigella damascena.

B. Die Kotyledonen sind so inseriert, dass die Hauptachsen ihrer Insertionsflächen horizontal liegen, ihre Medianen bilden einen Winkel von 180°.

Stehen in diesem Falle die Kotyledonen in gleicher Höhe, so drücken auf den Stammscheitel die ja stets genau einander entgegengesetzt wirkenden Druckkräfte derselben in gleicher Stärke. Es entstehen also zu beiden Seiten der Mediane der Kotyledonen zwei Stellen gleichen niederen Druckes. Sollten hier nun auf die Kotyledonen sogleich Blätter mit der normalen Blattbasis folgen, so müsste die eine der beiden Stellen bevorzugt werden, und es käme denn zunächst nur ein Blatt zur Entwickelung. Eine solche Bevorzugung ist aber nirgends wahrzunehmen, es entsteht an jeder der beiden Stellen ein Blatt. Nun ist aber zu bemerken, dass hier zwei Organe auf einem Umgang sich befinden, der Raum eines jeden derselben ist also ein beschränkter, jedes kann den Stengel nur halb umfassen. Jedoch schliessen infolge dieser Änderung der Querschnittsgrösse die beiden Blätter mit ihren Rändern fest zusammen. Es folgt somit hier auf die Kotyledonen ein dekussiertes Blattpaar. (Fig. 5.) So ist das Verhalten, wenn beide Kotyledonen in gleicher Höhe stehen. Ist dies jedoch nicht der Fall, überwiegt also die Wirkung des einen Keimblattes, so entsteht zwar ebenfalls ein Blattpaar, jedoch verschieben sich die Stellen niedersten Druckes. Die Blätter des ersten Blattpaares stehen nicht mehr genau dekussiert, sondern sie rücken entweder nach dem tiefer stehenden Kotyledo herüber, oder die Hauptachsen der Insertionsflächen beider senken sich nach dem tiefer stehenden Keimblatt herunter. Damit ist der Ort des nächsten Blattes, beziehungsweise Blattpaares bestimmt und zwar so, wie es die Stellung des ersten Blattpaares mit sich bringt: Bilden die Medianen der ersten Blätter einen Winkel von weniger als 180°, so spriesst Blatt 2 im konvexen Winkel, also über dem höher inserierten Kotyledo hervor, weichen dagegen die Hauptachsen der Inser-

tionsflächen von der Horizontalen ab, so entsteht Blatt 2 auf der Seite des tiefsten Punktes der oberen Insertionslinie, also über dem tiefer stehenden Kotyledo. (Fig. 3.) Ein Raummangel, wie wir ihn vorhin konstatierten, ist hier nicht vorhanden, Blatt 2 erlangt demnach seine normale Grösse.

Bei gleicher Höhenstellung der Kotyledonen und daraus folgender genauer Dekussation der Blätter des ersten Blattpaares, ist es von vornherein nicht möglich, die Stellung von Blatt 2 anzugeben. Soviel erscheint ja sicher, dass auch hier zwei Stellen niederen Druckes senkrecht zu der Mediane von 1 und 1′ vorhanden sind. Man müsste demnach auch hier wieder ein dekussiertes Blattpaar erwarten, in der Regel jedoch haben hier Wachstumsunregelmässigkeiten eine geringe Ungleichheit des Druckes zur Folge, und diese reicht bei dem Bestreben der Pflanze, die morphologisch gegebene Grösse der Blattbasen zur Ausbildung zu bringen, hin, um einer der beiden Stellen das Übergewicht zu geben. Somit haben wir auch hier wieder jenen Zustand labilen Gleichgewichts vor uns, wie er uns schon einmal entgegentrat. Nunmehr ist auch hier das Verhalten vollkommen bestimmt. Hierhergehörige Pflanzen sind: Tanacetum vulgare, Chrysanthemum Leucanthemum und Potentilla norwegica, wo die Blätter des ersten Blattpaares nicht genau dekussiert stehen und Inula Helenium, wo dies der Fall ist. Bei letzterer Pflanze findet man jedoch zuweilen ein eigentümliches Verhalten: Es besitzen hier nämlich die Kotyledonen eine auffallend kräftige Ausbildung und gewähren so den Rändern des ersten Blattes in ihrer Mitte ein besonders starkes Widerlager. So ist es leicht erklärlich, dass hier oft der gemeinsame Druck der Ränder und der Kotyledonen dem der Hauptteile der Blätter das Gleichgewicht hält. In diesem Falle herrscht also, da auch die Ränder des ersten Blattpaares ungemein fest zusammenschliessen, und so eine Lücke kaum vorhanden sein dürfte, rings um den Stammscheitel herum der gleiche Druck. Die Stellung des Blattes 2 ist demnach nicht bestimmt, dasselbe kann nach jeder Richtung hin hervorspriessen. So kann es selbst vorkommen, dass der gemeinsame Druck den einfachen der Hauptteile überwindet. Alsdann erfolgt die Anlage des ersten unpaaren Blattes über einem derjenigen des letzten Paares. (Figur 5.) Die weitere Entwickelung ist nun überall

vollkommen normal: Blatt 3 steht mit Blatt 2 opponiert, aber höher als dieses, Blatt 4 sodann neben einem der beiden Ränder von 3 u. s. w. Somit ist also der eigentliche Übergangstypus derselbe wie beim zuerst geschilderten (Lactuca-) Typus, nur ist der ganze Vorgang gleichsam um einen Schritt verlangsamt. Die einzige Bedingung für diese Verlangsamung ist die zu geringe oder überhaupt fehlende Schiefe der Insertion der Kotyledonen. Da nun der Grad der Abweichung der Hauptachsen der Insertionsflächen von der Horizontalen bei der schiefen Insertion nicht konstant ist, vielmehr selbst bei einer und derselben Pflanzenart schwankt, so kann man es zuweilen beobachten, dass bei derselben Pflanzenart manchmal ein solches dekussiertes Blattpaar eingeschoben ist, manchmal dagegen nicht. (Brassica oleracea.)

C. Besondere Fälle des 1. Haupttypus.

Genau ebenso wie die bisher geschilderten Pflanzen verhalten sich viele mit kräftig entwickelten Nebenblättern. Hier treten an die Stelle der Blattränder diese Nebenblätter, die ganz in derselben Weise wie jene ihr Widerlager an älteren Haupt- oder Nebenblättern finden. So kommt dann also hier die Spiralstellung ganz in derselben Weise zustande wie dort. Ich untersuchte z. B. einige Leguminosen, bei denen doch bekanntlich die Nebenblätter sehr stark ausgebildet sind (wie Phaseolus vulgaris), und fand keine bemerkenswerten Abweichungen vom oben geschilderten Typus. Interessant ist hier vielleicht noch das Verhalten in den Fällen, wo die Kotyledonen gerade inseriert sind und ihre Medianen einen Winkel von 180° bilden. Auch hier sind zwei Stellen niedersten Druckes vorhanden, es folgt auf die Kotyledonen ein Blattpaar. Nun umfasst ein normal ausgebildetes Blatt mit seinen beiden Nebenblättern zusammen etwa $^2/_3$ des Stengelumfangs. Es können sich demnach auch hier die Blätter nicht vollkommen entwickeln. Dabei zeigt sich, dass die Hauptteile von dieser Reduktion nicht betroffen werden, hingegen werden nun auf jeder Seite zwei Nebenblätter auf den kleinen vorhandenen Raum zusammengepresst, dieselben sind daher verwachsen; ihre Gefässbündel sind noch deutlich getrennt wahrzunehmen. (Figur 6.) Sonst ist hier die Entwickelung vollständig normal.

In den bisher besprochenen Fällen endet der Übergang deshalb mit einer andern als der zweizeiligen Stellung, weil die Blattbasen den Stengel bis zu $^2/_3$ umfassen. Nun giebt es aber verschiedene Pflanzenarten, bei denen trotz derselben relativen Grösse der Organe die zweizeilige Stellung resultiert. Wie wir sahen, bildet diese auch beim normalen Verhalten den Übergang zur definitiven Stellung. Blatt 1 und Blatt 2 stehen hier ja opponiert und in ungleicher Höhe. Jedoch entsteht nun Blatt 3 nicht 2 gegenüber, sondern zur Seite gerückt, und hierdurch geht die zweizeilige sogleich in die Endstellung über. Der Grund hierfür liegt darin, dass in der Mitte des Hauptteiles von Blatt 1 ein grösserer Druck herrscht, als zu beiden Seiten desselben. Fällt nun dieser Umstand hinweg, schliessen also die Blätter mit dem Stengel so grosse Winkel ein, dass zur Zeit der Anlage des 3. Blattes der Hauptteil des 1. dem Scheitel sich nicht mehr fest anpresst, so liegt natürlich für die Pflanze kein Zwang vor, das 3. Blatt seitlich von der Mediane des 1. und 2. hervortreten zu lassen. Vielmehr liegt hier das Minimum des Druckes in dieser Mediane selbst, vor Blatt 1, und hier erfolgt dann auch in Wirklichkeit die Anlage von Blatt 3. Dieses Verhalten beobachtet man z. B. bei Medicago hispida und Trifolium incarnatum. Die Blattbasen schliessen hier mit dem Stengel einen verhältnismässig sehr grossen Winkel ein. Es zeigt sich dies deutlich auf dem Querschnitt durch eine grosse Lücke zwischen dem Hauptteil des Blattes 1 und dem Stammscheitel, in der häufig eine kräftig ausgebildete Axillarknospe hervorspriesst. Fig. 7 stellt z. B. einen solchen in geringer Entfernung von der Insertionsstelle des 2. Blattes dar. So erfolgt also im allgemeinen die Anlage des n. Blattes in der Mediane des (n — 2). Jedoch dürfte das Minimum des Druckes in diesem Falle ein wenig ausgeprägtes sein, und geringe Ursachen bewirken ein Zurseiteschieben der Blätter. Dies kann z. B. eine Axillarknospe in der Achsel des tiefer stehenden Blattes verursachen, und wenn, wie in Fig. 8, in den Achseln zweier aufeinander folgender Blätter kräftige Axillarknospen hervortreten, so kann auf diese Weise gleichsam eine Drehung der gemeinsamen Mediane der Blätter hervorgerufen werden.

Betrachten wir nunmehr die Modifikationen des 1. Haupttypus in den Fällen, wo die Blattbasen nicht gleich $^2/_3$ des

Stengelumfangs sind. Geringe Differenzen üben auf die ganze Entwickelung keinen bemerkenswerten Einfluss. Mit der Grösse der Blattbasen ändert sich nur die Grösse der Divergenzen. Umfassen die Blattbasen den Stengel fast ganz, so resultiert auch hier die zweizeilige Stellung. Eine Eigentümlichkeit zeigt sich bei Pflanzen, bei denen die Blattbasen, beziehungsweise die Nebenblätter, jenseits des Stengels verwachsen sind, wo also der letztere ringsum eingeschlossen ist. Dieses Verhalten findet man bei den Polygonaceen. Bekanntlich besitzt Polygonum eine sehr kräftig entwickelte Blattscheide, die Nebenblätter sind verwachsen und bilden so den Stiefel (ochrea), der bis weit über die Insertionsstelle des Blattes hinaufreicht. Ein Querschnitt durch den Stammscheitel zeigt eine Figur, in der der Stengel rings von einem Blatt umfasst wird (Fig. 9). Da hier die Insertion ebenfalls eine schiefe ist, so erfolgt die Anlage des 1. Blattes ganz regelmässig wie sonst. Auch ist der Hauptteil der Blätter hier stärker als die Nebenblätter, der Druck, den der Stammscheitel zu erleiden hat, ist also vermutlich auf der Seite des Hauptteils am stärksten, dagegen auf der gegenüberliegenden am schwächsten. Somit kommt Blatt 2 dem ersten opponiert zum Vorschein. Da hier nun seine Basis den Stengel ganz umfasst, so wird der Hauptteil des 1. Blattes von dem Ringwall des zweiten vom Stengel hinweggedrängt, ebenso wie der gegenüberliegende Teil des ersten vom Hauptteil des zweiten. Es wird demnach, da hier die ganze Basis des ersten Blattes gedehnt wird, ringsum ein Druck auf das Blatt 2 ausgeübt, das 1. Blatt „schnürt“ gleichsam das zweite fest auf den Stammscheitel. Da hier nun die Blattbasen den Stengel rings umfassen, so können natürlich zu beiden Seiten der Mediane des 1. Blattes derartige Stellen niederen Druckes wie bei Lactuca nicht auftreten. Somit ist also hier kein Grund vorhanden, weshalb Blatt 3 in der Entfernung von $^1/_3$ des Umfangs von 2 angelegt werden sollte. Da vielmehr der Hauptteil der Blätter einen grösseren Winkel mit dem Stengel bildet als der gegenüberliegende Teil, so entsteht bald, aber doch erst nach Anlage des nächstfolgenden Blattes, eine Stelle niederen Druckes auf der Seite des Hauptteils. So hat z. B. bei Anlage des Blattes 3 die Mitte der Ochrea des Blattes 2 ihr Widerlager am Hauptteil des Blattes 1 bereits verloren, während die beiden

Seitenteile derselben noch ein solches in der Scheide des ersten Blattes besitzen. Somit entsteht Blatt 3 über 1. In derselben Weise geht es hier nun weiter, wie vorher Blatt 1 und Blatt 2, so wirken jetzt 2 und 3, es zeigt sich also Blatt 4 über 2, 5 über 3 u. s. f.

Damit ist aber das Maximum der relativen Grösse der Blattbasen bei Dikotylen noch nicht erreicht, vielmehr giebt es Fälle, in denen die Blattbasen auf der Hinterseite des Stengels noch ein ziemliches Stück übereinandergreifen. Ein solches Verhalten zeigt sich z. B. bei Ranunculus acer (Fig. 10). Die Anlagen von Blatt 1 und Blatt 2 erfolgen hier ganz wie früher. Die Insertion der Kotyledonen ist eine schiefe. Der daraus folgende Druck hat eine opponierte Stellung beider Blätter in ungleichem Niveau zur Folge. Bei Anlage von Blatt 3 zeigt sich jedoch eine kleine Modifikation. In diesem Stadium drückt nicht wie früher die Mitte des 1. Blattes direkt gegen den Stammscheitel, sondern sie dient den beiden Rändern des zweiten Blattes als Widerlager. Zu beiden Seiten der Mediane von Blatt 1 haben wir, da einer der beiden Ränder über den andern herüberfasst, daher auch tiefer inseriert und ausserdem auch kräftiger entwickelt ist, zwar wieder zwei Lücken, jedoch sind diese hier nicht gleichartig, die eine von ihnen liegt auch nicht einmal unmittelbar am Stengel, sondern jenseits des inneren Randes. Es könnte nun das 3. Blatt entweder in der inneren Lücke oder vor der äusseren entstehen, beide Möglichkeiten sind vorhanden. Jedoch ist es von vornherein wahrscheinlicher, dass die Stelle niederen Druckes neben dem inneren Blattrande die bevorzugte ist, und in der That habe ich hier in den untersuchten Fällen fast stets die Anlage des 3. Blattes beobachtet. Die weitere Entwickelung bleibt dann vollkommen ähnlich; die beiden Lücken befinden sich in einer Entfernung von etwa $^1/_3$ des Umfangs von einander, es resultiert somit auch dieselbe Stellung wie im normalen Falle.

II. Die Laubblattbasen sind relativ kleiner als diejenigen der Kotyledonen.

A. Die Kotyledonen sind entweder schief inseriert oder stehen bei horizontaler Lage der Hauptachsen der Insertionsflächen nicht genau opponiert. Beide stehen in gleicher Höhe.

Wir sahen schon oben, dass der Ort der Entstehung des 1. Blattes mit der Grösse der letzteren nicht zusammenhängt. Das Minimum des Druckes bei Anlage dieses Blattes wird ja nur bedingt von der Beschaffenheit des „Fundamentes", der Keimpflanze also, deren Keimblätter ja Organe für sich, und von den Laubblättern unabhängig sind. Daraus folgt, dass hier das 1. Blatt an derselben Stelle hervorspriesst wie oben, d. h. also bei schiefer Insertion auf der Seite des tiefsten Punktes der Insertionsflächen, bei horizontaler Richtung der Insertionsflächenachsen in der Mitte des konvexen Winkels der Keimblattmedianen. Während nun aber beim 1. Haupttypus die Ränder des 1. Blattes keilartig die Kotyledonen vom Stammscheitel hinwegdrängen, so dass diese später nur noch an der von den Rändern freigelassenen, etwa $^1/_3$ des Umfangs betragenden Stelle mit dem Scheitel in Berührung stehen, bleibt die Berührungsstelle hier viel grösser und beträgt mehr als die Hälfte des Umfangs. Somit bietet sich auch bei Anlage des Blattes 2 ein viel grösserer Spielraum als im ersten Falle: Vor Blatt 1 kann dasselbe bei beiden Haupttypen nicht entstehen, denn dieses setzt ja dem Stammscheitel als jüngstes Organ den grössten Druck entgegen. Es kommt also nur der bei beiden so verschiedene übrigbleibende Raum in betracht. Nun wirken auch hier die beiden Kotyledonen schräg von der Seite und von hinten her, mithin sind hier Orte niederen Druckes: 1. die beiden Lücken unmittelbar neben den Rändern des Blattes 1, die hier in gleicher Weise entstehen, wie wir es oben schon geschildert haben, und 2. die der Mitte des Blattes 1 gegenüberliegende Stelle des Umfangs. Jedoch besitzt letztere stets das Übergewicht, hier weichen ja dicht über dem Bildungsherd des 2. Blattes die Kotyledonen aus einander. Somit kommt in allen Fällen hier Blatt 2 zum Vorschein. Auch dieses steht also wie beim 1. Haupt-

typus, d. h. also dem ersten opponiert, aber in einem höheren Niveau (Fig. 11).

Blatt 2 verhält sich den Kotyledonen gegenüber genau wie Blatt 1, auch es drängt sie nur so weit vom Stammscheitel ab, wie es seine Grösse bedingt. Somit bleiben also an der von den beiden Blättern freigelassenen Stelle die Kolyledonen vorläufig noch immer wirksam, wenngleich auch ihr Druck bedeutend geringer sein dürfte, als derjenige der Blätter 1 und 2. Bei Anlage des Blattes 3 kommen also nur diese beiden von den ersten Blättern freigelassenen Stellen in betracht. Damit ist jedoch die Lage des 3. Blattes noch nicht genau bestimmt, denn erstens fragt es sich, ob hier nur eine dieser beiden Stellen in Betracht kommt, oder beide, ob also ein einzelnes Blatt ensteht oder ein Blattpaar, und zweitens bieten die Stellen selbst oft noch einen ziemlich grossen Spielraum. Was nun zunächst die letztere dieser beiden Beziehungen anbetrifft, so ist der Druck des Blattes 2, als des jüngsten, stärker als der des Blattes 1, es rückt mithin das anzulegende Organ möglichst nahe an 1 heran. Der oder die Zellhöcker des 3. Blattes, beziehungsweise Blattpaares, zeigen sich dicht neben dem Rande des Blattes 1. In betreff der ersteren der beiden Beziehungen zeigt sich nun ein durchgreifender Unterschied gegen den ersten Haupttypus: Während nämlich dort trotz des Vorhandenseins von zwei Stellen niederen Druckes nur ein Blatt entsteht, olso nur eine dieser beiden Stellen in betracht kommt, tritt hier sozusagen der normale Fall ein, dass auf jeder Seite des 1. Blattes ein Blatt hervorspriesst. Auch können sich beide Organe hier vollständig entwickeln, sie finden ja genügenden Raum, da das Grössenverhältnis konstant ist, und ferner im extremsten Falle die Medianen der jüngsten Blätter das Blatt 1 nur tangieren, sonst dagegen dasselbe gar nicht treffen. (Fig. 11.) Nach Anlage von 4 Blättern herrscht also in diesem Falle noch vollständige Symmetrie zu beiden Seiten der Mediane von 1 und 2.

Wo erfolgt nun wohl danach die Anlage des nächsten Blattes, beziehungsweise Blattpaares? Auf den Stammscheitel drücken schräg von vorn, d. h. also von (+) der Fig. 11 her die beiden Blätter 3 und 3′ am stärksten, denn sie sind ja die jüngsten und finden auch noch ein Widerlager an 1; von hinten her wirkt das ältere Blatt 2, wahrscheinlich mit geringerer Kraft;

die beiden vorhin vorhandenen Lücken vor den Kotyledonen sind durch die Blätter 3 und 3′ vollständig ausgefüllt, ja Blatt 2 ist sogar durch die Ränder dieser Blätter etwas vom Scheitel zurückgedrängt. Somit befindet sich also das Minimum des Druckes vor der Mitte des Blattes 2, hier entsteht also das einzelne Blatt 4. Nunmehr wiederholt sich derselbe Vorgang wie bei Anlage von Blatt 2, nur dass hier die beiden Blätter 3 und 3′ dasselbe leisten, wie dort die Kotyledonen, und hier Blatt 4 wie dort Blatt 1. Blatt 5 wird demnach über 1 angelegt, Blatt 4 gegenüber, aber in einem höheren Niveau. So würden sich also nun voraussichtlich die Vorgänge wiederholen, es würde nunmehr wieder ein Blattpaar 6 und 7 auf der Seite von 4 erscheinen u. s. f. Bis zur Anlage von Blatt 5 habe ich dieses Verhalten beobachtet (Fig. 11). In der Regel jedoch führen kleine Wachstumsverschiedenheiten gar bald eine Abweichung herbei: Ein Blatt von den beiden gleichzeitig angelegten eines Paares erhält das Übergewicht, die Symmetrie ist dann gestört und damit zugleich eine wirkliche Spirale in ihrer Richtung bestimmt; denn je nachdem das im Wachstum geförderte Blatt das rechts- oder linksliegende ist (vom Stammscheitel aus gesehen), ist die Spirale links- oder rechtsläufig. Nehmen wir an, Blatt 3′ wäre im Wachstum begünstigt, so erfolgt die Anlage von Blatt 4 noch fast genau über 2, Blatt 5 wird aber nicht genau über 1, also zwischen 3 und 3′ angelegt, sondern nach Blatt 3 herüber. Die morphologisch gegebene relative Grösse der Blattbasen führt hier dann bald einen Ausgleich herbei und stellt so die Regelmässigkeit des Aufbaues her.

Nun zeigt sich aber bei allen hierhergehörigen Pflanzen bei den Individuen einer und derselben Art eine gewisse Konstanz in bezug auf den Eintritt solcher Wachstumsunregelmässigkeiten, es ist sozusagen ein ganz bestimmter „Eintrittspunkt“ bei denselben zu konstatieren. Bei verschiedenen Pflanzenarten sind dagegen auch diese „Eintrittspunkte“ oft verschieden. Jedoch kann man nun nicht erwarten, dass jede Pflanze hier Besonderheiten zeigen soll, vielmehr kann man alle hier in betracht kommenden Pflanzen in zwei Gruppen einteilen: bei der einen (z. B. Datura Stramonium) stellen sich die Unregelmässigkeiten stets schon bei den Blättern des 3. Blattpaares ein, bei der andern

(z. B. Lepidium sativum) dagegen erst später. Welche Ursachen können hier wohl die Verschiedenheit beider Gruppen veranlassen? — Die Anwort auf diese Frage liegt wahrscheinlich im Verhalten der älteren Blätter. Zwar steht allgemein, wie wir schon oben in der Einleitung sahen, der Stammscheitel stets in Kontakt mit den jüngsten Organen, und diese wieder mit älteren, jedoch ist in bezug auf den letzteren Punkt ein grosser Spielraum vorhanden. Bei der Herstellung von Querschnitten muss es unbedingt auffallen, dass bei der ersteren der beiden Gruppen die älteren Blätter ungemein lose an den jüngeren haften; so ist es z. B. schon nach Anlage von nur wenigen Blättern schwer, einen Querschnitt zu bekommen, bei dem die Kotyledonen mit den Blättern in Berührung bleiben (cfr. Fig. 12). Bei der zweiten Pflanzengruppe gelingt dies dagegen mit grosser Leichtigkeit (Fig. 11). Worin diese Erscheinung ihren Grund hat, können wir nicht entscheiden, wir müssen uns mit der Thatsache begnügen. Nur sei eine Vermutung gestattet: Die Blattorgane bei der ersteren Pflanzengruppe zeigen eine relativ geringe Grösse, und ausserdem ist der Stammscheitel hier besonders kräftig entwickelt und wölbt sich spitzkuppelförmig hoch empor. Somit dürfte wohl bei der zweiten der Pflanzengruppen die Empfindlichkeit des Stammscheitels eine grössere sein und demzufolge müssten die älteren Blätter den Stammscheitel nebst den jüngeren Blattanlagen fester einschliessen. Dass hierbei auch noch ältere, in enger Verbindung mit den hier ja sehr zarten jüngeren Organen stehende Blätter durch ihren Druck wohl beeinflussend auf die letzteren und somit auch auf den Stammscheitel einwirken können, ist wohl leicht erklärlich. Auch werden wir bei einem anderen Typus (pag. 37) diese Beeinflussung genauer zu untersuchen haben. Hier wollen wir uns damit begnügen, wenigstens das zu konstatieren, dass sie für die jüngeren Organe gleichsam „Hüllen“ bilden. Sind die beiden in der Anlage gleichen Blätter eines Paares sich selbst überlassen, so ist es leicht erklärlich, dass bei weiterem Wachstum infolge äusserer Einflüsse, also namentlich ungleicher Beleuchtung, das eine Blatt vor dem andern im Wachstum bevorzugt wird. Damit ist dann die Symmetrie gestört. Sind dagegen „Hüllen“ vorhanden, so sind die jugendlichen Blätter gegen derartige Einflüsse gesichert, die Symmetrie bleibt erhalten. Da nun so die festere oder

losere Verbindung der älteren Blätter mit den jüngeren etwas morphologisch Gegebenes ist, so erklärt sich hieraus die Konstanz des ersten Abweichens von der Symmetrie. Zu bemerken ist noch, dass es hier vollständig ohne Belang ist, ob die Keimblätter sich entfalten oder im Samen verbleiben.

Damit ist für diese Art des Unterbaues der Übergangstypus bestimmt. Von hierhergehörigen Pflanzen untersuchte ich:

1. Datura Stramonium,
2. Solanum nigrum,
3. Tropaeolum maius,
4. Glaucium flavum,
5. Hibiscus Trionum,
6. Cheiranthus Cheiri,
7. Lepidium sativum,
8. Sinapis alba,
9. Impatiens tricornis,
10. Cnicus benedictus,
11. Euphorbia platyphyllis,
12. Lupinus luteus.

Von diesen verhalten sich 1—5 wie Datura, 6—12 wie Lepidium sativum.

B. Die Kotyledonen stehen in verschiedener Höhe. Ihre Medianen bilden einen Winkel von 180°, und die Hauptachsen ihrer Insertionsflächen besitzen eine horizontale Lage.

Die verschieden hohe Insertion tritt hier viel deutlicher hervor als beim ersten Haupttypus. Häufig sieht man dieselbe schon mit blossem Auge. Auf einem geeigneten Querschnitt zeigt sich zwischen dem Stengel und dem tiefer stehenden Kotyledo eine tiefe Rinne, während das andere Keimblatt noch vollständig mit dem Stengel zusammenhängt (Fig. 13b). Hier entstehen zu beiden Seiten der gemeinschaftlichen Medianebene zwei Stellen gleichen niederen Druckes, mithin ist auch von vornherein ein Paar von gleichen Blättern zu erwarten. Da aber das tiefer stehende Keimblatt einen geringeren Druck ausübt als das höher stehende, so rücken die beiden Blätter nach dem ersteren herüber, bilden aber dabei gleiche Winkel mit der Symmetricebene (Fig. 13a). Bei Anlage des nächsten Blattes erleidet der Stammscheitel auf der einen Seite den Druck dieses ersten Blattpaares, das ausserdem noch ein Widerlager hat an dem tiefer stehenden Keimblatt, auf der andern dagegen nur den Druck des höher inserierten Kotyledos. Auf der Seite des letzteren entsteht somit wahrscheinlich ein Mini-

mum des Druckes, und dementsprechend erfolgt nunmehr die Anlage des Blattes 2 über C′ (Fig. 14a).

Der weitere Aufbau ist nun derselbe, wie wir ihn schon oben bei Keimpflanzen mit schief inserierten Kotyledonen geschildert haben. Es entsteht also Blatt 3 voraussichtlich 2 gegenüber, aber höher als dieses, sodann wieder ein Blattpaar 4 und 4′, deren Medianen eine Abweichung nach 2 herüber zeigen u. s. f. Wie aber dort, so treten auch hier gar bald Wachstumsverschiedenheiten bei den Blättern eines solchen Paares auf, das eine wird vor dem andern bevorzugt. Damit ist dann auch die Richtung der Spirale bestimmt (Fig. 14 b). Die verschieden hohe Insertion findet sich mit der horizontalen vereint verhältnismässig selten. Nur bei zwei Pflanzenarten habe ich das geschilderte Verhalten konstant verwirklicht gefunden, bei Verbascum Thapsus und Pyrethrum parthenifolium. Bei Pirus Malus zeigt es sich nur zuweilen, und es tritt hier ebenso oft zu der verschieden hohen die schiefe Insertion hinzu.

C. Die Kotyledonen stehen in verschiedener Höhe; die Hauptachsen ihrer Insertionsflächen weichen von der Horizontalen ab, oder die Medianen bilden nicht einen Winkel von 180°.

Hier haben wir zwei verschiedene wirksame Faktoren: Die schiefe Insertion für sich bewirkt, dass die maximalen Druckkräfte beider Kotyledonen so auf den Stammscheitel einwirken, dass sie einen nach hinten sich öffnenden konkaven Winkel bilden (C S und C′ S der Fig. 15). Blatt 1 wäre demnach in der Mitte des konvexen Winkels, also in A′S, zu erwarten. Nun steht aber das Keimblatt C′ höher als C, somit kommt Blatt 1 nicht in der Halbierungslinie des konvexen Winkels der Kotyledonenmedianen zum Vorschein [A′A der Fig. 15], sondern nach dem tiefer stehenden Kotyledo hinüber, also in A″S.

Die Anlage des Blattes 2 ist nun dagegen nicht von vornherein so unzweifelhaft bestimmt. Dass sie zunächst nach A herüber erfolgt, ist wohl zu erwarten, das Blatt 1 übt ja als jüngstes nun einen stärkeren Druck aus, als die beiden Kotyledonen. Aber dieser Druck erfolgt nun ja nicht in der Richtung A′A, sondern von A″ her. Der Druck dieses Blattes für

sich würde demnach ein Verschieben des Blattes 2 in der Richtung auf B′ bewirken. Nun wirkt aber das höher inserierte Keimblatt C′ noch immer mit grösserer Kraft auf den Stammscheitel ein als das tiefer stehende, C. Dieser Umstand würde eine Verschiebung nach der entgegengesetzten Seite von A′A der Fig. 15, also nach B, zur Folge haben. So tritt denn häufig infolge der Kombination dieser Kräfte der Fall ein, dass das Blatt 2 in A′A hervorspriesst. Ebenso beobachtet man aber auch bei grösserem Höhenunterschied der Kotyledonen ein Überwiegen der letzteren Ursache und folglich eine Verschiebung des Blattes 2 nach B herüber. Somit erhält man also Figuren wie Fig. 16a und b.

Wo ist nun wohl bei einem solchen Unterbau Blatt 3 zu erwarten? Blatt 1 und Blatt 2 sind nicht genau opponiert, Blatt 2 übt einen stärkern Druck aus als 1. Bei dekussierter Stellung der Blätter 1 und 2 würde die Anlage von Blatt 3 in einer Senkrechten zu AA′ der Fig. 15 erfolgen, und zwar würde je ein Blatt auf jeder Seite entstehen. Das Herüberrücken des 1. Blattes von A′ nach A″ giebt zunächst der Seite von C′ den Vorzug, ferner aber bewirkt diese Verschiebung sowohl als auch der grössere Druck des Blattes 2 ein Herüberrücken des Blattes 3 nach A′ zu. Und diese Wirkung wird noch verstärkt durch den Druck des Keimblattes C′. Somit erfolgt die Anlage von Blatt 3 zwischen C′ und 1, noch diesseits der Halbierungslinie SF des konvexen Winkels der Medianen von Blatt 1 und 2.

Soweit ist für alle hierhergehörigen Fälle der Typus im allgemeinen derselbe, nur kleine Schwankungen im Winkel der Medianen und der Halbierungslinien sind vorhanden, je nach dem Grade der schiefen Insertion oder der Höhenabweichung der Kotyledonen. Jetzt jedoch, bei Anlage von Blatt 4 stehen wir vor zwei Möglichkeiten: Da die Mediane des 3. Blattes mehr nach 1 herüberfällt, in vielen Fällen sogar das Blatt 3 den ganzen Raum des konvexen Winkels nicht ausfüllt, so ist auf der näher an Blatt 2 liegenden Seite der Mediane stets eine Stelle niederen Druckes vorhanden. Der Grad dieses letzteren ist aber abhängig: 1. von der Grösse des konvexen Winkels, d. h. also von der Stellung der Kotyledonen, und 2. von der relativen Grösse der Blattanlagen. Eine zweite

Stelle niederen Druckes befindet sich, wie wir sahen, im konkaven Winkel der Mittellinien von Blatt 1 und Blatt 2. Somit könnte an jeder dieser Stellen das Blatt hervorspriessen. In der Regel jedoch liegt das Minimum des Druckes innerhalb des konkaven Winkels, hier sieht man denn auch gewöhnlich die Blattanlagen entstehen. Dies zeigt z. B. Fig. 16b, wo die Lage des Gefässbündels noch deutlich die des betreffenden Blattes markiert. Bei manchen Pflanzen, wie z. B. Papaver somniferum und Delphinium Consolida, bemerkt man jedoch bei Betrachtung eines Querschnittes, dass hier oder in derselben Weise bei Anlage eines der nächsten Blätter die Möglichkeit eines Schwankens vorhanden ist. (In Fig. 18 z. B. bei Blatt 6.) Bei diesen Pflanzen zeigt sich denn auch zuweilen das erstere Verhalten (Fig. 19; hier entsteht Blatt 6 neben Blatt 5 im konkaven Winkel der Medianen von 3 und 4). Jedoch wird sonst auch hier die allgemeine Regel befolgt. Es muss der Druckunterschied innerhalb beider Winkel ein zu beträchtlicher sein, wenn dieses Verhalten möglich sein soll, und der konvexe Winkel muss mehr Raum bieten als $1^1/_2$ Blattanlagen beanspruchen, der konkave dagegen weniger, als für $^1/_2$ hinreichend ist[4]).

Die weitere Entwickelung ist nun vollständig bestimmt: Im normalen Falle ensteht das 5. Blatt neben dem 3. im konvexen Winkel, im oben genannten Ausnahmefall im konkaven. In letzterem Falle erfolgt sodann die Anlage von Blatt 6 über Blatt 3, von Blatt 7 über 4 u. s. f., es resultiert also als erste regelmässige die $^1/_3$-Stellung. Im normalen Falle dagegen reicht wie wir sahen, der konvexe Winkel für zwei Blattanlagen nicht aus, es deckt Blatt 5 zum Teil das Blatt 3 (Fig. 17). Es kann hier somit Blatt 6 nicht über Blatt 3 entstehen, sondern seitlich davon, zwischen Blatt 3 und Blatt 4. Blatt 7 entsteht sodann zwischen Blatt 4 und Blatt 5, und Blatt 8 zwischen 5 und 6, d. h. also über 3. Sonach resultiert hier, d. h. also in der Regel, die $^2/_5$-Stellung oder eine Annäherung an dieselbe. Auch die Richtung der Spirale ist in beiden Fällen vollständig bestimmt.

Es steht hier die Entwickelung und Richtung der Spirale

---

[4]) „Blattstellungen", pag. 50.

von Anfang an fest, sie wird, wenn man so sagen will, bei der Entwickelung der Pflanze aus dem Samen derselben mit auf den Weg gegeben. Die Pflanze bildet die Spiralstellung hier unabhängig von äusseren Einflüssen ebenso planmässig aus, wie z. B. ihre Blütenstände.

Der geschilderte Typus findet sich verhältnismässig sehr häufig in der Natur. Von hierhergehörigen Pflanzen will ich nennen:

1. Nicotiana Tabacum, 2. Malva silvestris, 3. Brassica lanceolata, 4. Pirus Malus, 5. Oenothera biennis, 6. Centaurea Cyanus, 7. Mespilus germanica, 8. Viola persicifolia, 9. Erucastrum Pollichii, 10. Anthemis tinctoria, 11. Sium Sisarum und die oben schon genannten: 12. Papaver somniferum, 13. Delphinium Consolida.

D. Die Kotyledonen stehen in gleicher Höhe. Ihre Medianen bilden einen Winkel von 180°, und die Hauptachsen ihrer Insertionsflächen liegen horizontal.

Diese letzte Art des Unterbaues bietet das gerade Gegenteil des eben geschilderten Verhaltens. Während dort die Stellung der Kotyledonen im Verein mit der relativen Grösse der Organe die Spirale eindeutig festlegen konnte, ist dies hier wegen der Symmetrieverhältnisse nicht zu erwarten. Vielmehr folgt infolge derselben auf die Kotyledonen ein genau dekussiertes Blattpaar. Auch die Blätter des 2. Blattpaares stehen noch dekussiert. Nun ist aber zu bemerken, dass die Blätter des 1. Blattpaares der Voraussetzung gemäss den Stengel weniger als halb umfassen, es bietet sich also für die Blätter des 2. Paares hier ein Spielraum. Sie entstehen zwar regelrecht in der Mitte dieses Raumes, jedoch veranlasst ein geringer wirksamer Faktor ein Zurseiteschieben der Anlagen. Es herrscht hier also gleichsam ein Zustand stabilen Gleichgewichts, bei dem eine geringe Kraft hinreicht, um ein Umschlagen herbeizuführen. Steht das 2. Blattpaar noch dekussiert, so haben wir dieselbe Möglichkeit beim dritten u. s. f. So entstehen also der Regel gemäss so lange dekussierte Blattpaare, bis an einer Stelle ein wirksamer Faktor ein Abweichen von der dekussierten Stellung verursacht. Alsdann ist diese für immer aufgegeben.

Was für ein Faktor ist hier nun aber wirksam? — Als direkt wirkender kann uns nur der ungleiche Druck der beiden

Blätter des letzten Blattpaares in betracht kommen. Ob eine solche Ungleichheit hier möglich ist, werden wir unten sehen. Dass aber überhaupt eine mechanische Kraft das Abweichen veranlasst und nicht die relative Grösse allein, beweist der Umstand, dass die beiden Blätter des betreffenden Blattpaares stets nach derselben Seite abweichen, während sie sich doch sonst ebenso oft „diagonal" stellen müssten.

Nehmen wir nun an, die beiden Blätter des n-ten Paares übten einen ungleichen Druck auf den Stammscheitel aus, so hat diese Ungleichheit zur Folge, dass beide Blätter des (n + 1)-ten Paares gleiche spitze Winkel mit der Mediane des weniger wirksamen n-ten Blattes bilden. Sonach entsteht also nun zunächst ein Blatt über dem n'-ten, sodann ein solches über dem n-ten, dann wieder ein Paar zu beiden Seiten des (n + 2)-ten u. s. f. Man kann fast stets die ersten dieser Übergangsstadien beobachten. Jedoch bleibt auch hier dieses Verhalten nicht lange das herrschende. Gar bald stellen sich infolge äusserer Einflüsse Wachstumsunregelmässigkeiten ein, das eine von zwei gleichzeitig angelegten Blättern erscheint gefördert, und nun erst bildet sich eine wirkliche Spirale aus. (Fig. 20). Ganz abweichend vom vorigen Typus ist hier also in den ersten Stadien der Keimpflanze weder die Richtung der Spirale, noch der Beginn derselben zu vermuten, der Typus selbst ist jedoch stets derselbe, stets beginnt der Übergang mit dem gleichmässigen Abweichen der Blätter eines Paares nach einem der vorhergehenden hin.

In den beobachteten Fällen waren die ersten beiden Blattpaare stets genau dekussiert, in der Regel auch noch das dritte. Beim 4. zeigten sich jedoch gewöhnlich deutliche Abweichungen. In selteneren Fällen erhält sich die dekussierte Stellung noch weiter. Zu bemerken ist noch, dass ich diesen Typus verhältnismässig selten antraf, und nur an krautigen Pflanzen, deren Keimpflanzen sich sehr schnell und kräftig entwickeln, z. B. Helianthus annuus, Linum usitatissimum, Calendula officinalis.

Gehen wir nunmehr zur Rechtfertigung unserer oben gemachten Annahme über, dass das eine der vorhergehenden Blätter einen geringeren Druck auf den Stammscheitel ausübt als das gegenüberstehende. Dieser Voraussetzung steht an sich nichts im Wege; schon früher beobachteten wir mehrmals eine solche Ungleichheit des Druckes bei zwei symmetrisch gestellten

Blättern. Wie kommt es aber dann, so müssen wir uns fragen, dass stets das 1. und 2. und in der Regel auch das 3. Blattpaar dekussiert stehen? — Ihre relative Grösse ist dieselbe wie die der oberen Blätter, ein Abnehmen derselben habe ich nie beobachtet (cfr. Fig. 20). Vielmehr dürfte die Konstanz in in den Anlagen der ersten Blattpaare einen anderen Grund haben: Bei Querschnitten zeigt sich, dass bei einer jungen Keimpflanze die Kotyledonen und die ersten Blätter fest am Scheitel haften, bei einer älteren dagegen diese Verbindung eine viel losere ist. Dieser Umstand legt die Vermutung nahe, dass hier in gleicher Weise ein Unterschied in der Wirkung älterer Blattpaare bei der Anlage der jüngeren vorhanden ist, wie wir es oben in dem Falle von schiefer Insertion der Kotyledonen (bei Datura Stramonium und Lepidium sativum) sahen. Dort schon bemerkten wir, dass eine Störung der Symmetrie leichter möglich ist, wenn die jungen Organe sich selbst überlassen sind, als wenn sie „Hüllen" an den älteren Blättern besitzen. Die Verschiedenheit im Verhalten der älteren Blätter, die sich dort bei verschiedenen Pflanzen zeigte, macht sich hier nun bei einer und derselben in den aufeinanderfolgenden Stadien bemerkbar. Bei den jugendlichen Keimpflanzen ist der Anschluss ein sehr enger, mithin ist auch eine Störung der Symmetrie weniger leicht möglich: Die Kotyledonen verhindern eine ungleiche Beeinflussung der Blätter des 1. Paares, folglich steht das 2. Paar dekussiert. Die Kotyledonen und das 1. Blattpaar wirken sodann ganz ebenso bei der Anlage des 3. Blattpaares auf das zweite ein. Somit stehen auch die Blätter des 3. Paares dekussiert. Wird dann die Verbindung lockerer, so tritt der besagte Einfluss der älteren Blätter mehr und mehr zurück, kein Wunder also, wenn nunmehr Störungen der Symmetrie zu Tage treten.

Aber auch noch in andrer Weise können die älteren Blätter bei der Anlage der jüngeren wirksam sein: Während wir sie bis jetzt nur als „Hüllen" betrachteten, wollen wir nunmehr versuchen, ihre direkte Einwirkung vermittelst ihres Druckes klar zu legen. Man könnte ja den Einwand erheben, dass auch bei vollständigem Ausschluss äusserer Einflüsse die Pflanze selbst einem der jüngsten Organe den Vorzug geben könnte, indem sie nach diesem eine reichere Säftezufuhr einleiten würde. Nehmen wir nun einmal an, es trete diese Erscheinung wirklich

ein, Blatt 2 der Fig. 21 besässe einen stärkeren Turgo als 2′. Dann könnte man sich beide zarte Blätter vorstellen als zwei gefüllte Schläuche, von denen der eine straffer gespannt wäre als der andere. Mithin würde, da beide dem Stammscheitel fest anliegen, dieser eine grössere Nachgiebigkeit bei 2′ finden, die nächsten Anlagen würden also voraussichtlich nach Blatt 2′ herüberrücken. Nun aber zeigt sich die Wirksamkeit der älteren Blätter 1 und 1′. Beide üben ja senkrecht zur Mediane von 2 und 2′ einen kräftigen Druck aus. Stossen sie nun bei Blatt 2, das ja der straffer gefüllte Schlauch ist, früher auf einen Widerstand als bei 2′, so zeigen sie wegen ihres immerhin noch zarten Baues an dieser Stelle eine gewisse Nachgiebigkeit, so lange sie bei 2′ einen geringeren Widerstand antreffen. Dabei wirken sie auf dieses Blatt, das nicht so straff gespannt ist als Blatt 2, in der Weise ein, dass sie es seitlich zusammendrücken. Diese Querschnittsänderung bedingt aber erstens, dass Blatt 2′ straffer gespannt wird, denn die Abplattung bringt ein Kleinerwerden des Rauminhaltes mit sich; ferner aber werden die Vorder- und Hinterseite des Blattes 2′ hervorgewölbt. Die erstere liegt nun aber dem Stammscheitel an, sie muss also notgedrungen ihren Druck auf denselben vergrössern. Das ist so lange der Fall, als Blatt 2 und 2′ einen ungleichen Turgo haben. So sind die Blätter 1 und 1′ gleichsam 2 Regulatoren, die in dem Falle selbst, dass einmal trotz des Ausschlusses äusserer Einflüsse ein Blatt eine grössere Säftezufuhr erhalten sollte, einen Ausgleich herbeiführen. Dabei ist Blatt 1 in seinen Wirkungen genau gleich 1′, denn beide haben zu Regulatoren C und C′.

Wie schon bemerkt, zeichnen sich alle hierhergehörigen Pflanzen durch eine besonders kräftige und schnelle Entwickelung aus. Zwar ist dies für die Anlagen der ersten Blattpaare nicht von Belang, da dieselben sehr früh zustande kommen, wohl aber für die späteren. Der Stengel sowohl als auch die Blätter verlieren ihren zarten Bau, der enge Verband derselben lockert sich mehr und mehr. Nunmehr treten also die Regulatoren ausser Thätigkeit, die beiden Blätter des 3. Paares sind sich selbst überlassen und nun sowohl den äusseren Einflüssen preisgegeben, als auch den bei schnellem Wachstum so leicht möglichen Verschiedenheiten im Turgo. So können zwar noch eine

Zeit lang die Blätter eines Paares gleiche Wirkung ausüben, in der Regel jedoch zeigt nun schon das nächste Paar eine deutliche Konvergenz nach einem der beiden Blätter des vorhergehenden Paares hin.

E. Besondere Fälle.

Wenden wir uns nunmehr nach Betrachtung der normalen Entwickelungstypen noch einigen Besonderheiten zu.

Ein ganz abweichendes Verhalten habe ich ausnahmsweise an einer Keimpflanze von Helianthus annuus gefunden. Es folgten hier der Regel gemäss auf die Kotyledonen drei dekussierte Blattpaare. Dabei war aber das dritte dem zweiten so benachbart, dass sie gleichsam wie ein Quirl wirkten (Fig. 22). Dementsprechend geschah nun auch die Anlage des 4. und 5. Blattpaares nicht dekussiert mit dem dritten, sondern wie bei zwei auf einander folgenden vierzähligen Quirlen, also alternierend. Sodann zeigte sich ein einzelnes Blatt zwischen 4 und 5. Die fernere Entwickelung habe ich leider nicht genau verfolgen können, jedoch muss ich vermuten, dass nunmehr ein Blatt zwischen 5 und 4′, ein zweites über 5′ angelegt wurde.

Schliesslich ist auch noch das Verhalten von Keimpflanzen mit drei Kotyledonen zu erwähnen. Es kommt diese Erscheinung bei Dikotylen nicht gerade selten vor, bei manchen Arten, wie z. B. Nicotiana Tabacum, sogar ziemlich häufig. Wie bei den Pflanzen mit zwei Keimblättern, so beeinflusst auch hier die besondere Art des Unterbaues den ganzen Aufbau. Die wenigen untersuchten Fälle zeigen ganz deutlich, dass in diesem Falle die drei Kotyledonen, in gleicher Weise wie früher die zwei, verschiedene Arten des Unterbaues bilden können. Das regelmässigste Verhalten ist das, wo die drei Kotyledonen einen Quirl bilden, sodann kommt es vor, dass ein Kotyledo tiefer steht als die beiden anderen oder auch, dass zwei tiefer stehen als der dritte, und schliesslich, dass alle drei in ungleicher Höhe stehen. Auch die schiefe Insertion dürfte sich hier ebenso bemerkbar machen wie oben. Aber ein durchgreifender Unterschied ist zwischen diesem Verhalten und dem früher geschilderten vorhanden, das ganz andere relative Grössenverhältnis der Kotyledonen. Die letzteren besitzen ja hier nur eine Grösse

von $^1/_3$ des Umfangs, infolge dessen kommen auch in vielen Fällen, wo die Laubblattbasis etwa gleich $^1/_3$ des Umfangs ist, nicht so charakteristische Übergangsfiguren zustande, der Unterbau wird einfach fortgesetzt, und nur allmählich gestaltet sich der weitere Aufbau so, wie es die relative Grösse der Blattanlagen bedingt. Ist die Laubblattbasis dagegen grösser als der halbe Umfang, so ist der Unterschied zwischen ihr und der Keimblattbasis noch grösser. Alle sich so ergebenden Fälle konnte ich im einzelnen nicht durchuntersuchen, ich muss mich daher mit einigen Andeutungen begnügen: Einen fast regelmässigen Unterbau bei einer den Stengel weniger als halb umfassenden Laubblattbasis beobachtete ich an einer Keimpflanze von Oenothera biennis (Fig. 23, a u. b). Auf die einen dreizähligen Quirl bildenden Kotyledonen folgt ein alternierender zweiter, bei dem jedoch nur noch zwei Blätter einander gleich sind, das dritte hingegen kleiner. Damit ist die Aufeinanderfolge von Quirlen gestört, es erfolgt nun, wie auch kaum anders zu erwarten, die Anlage eines Blattes opponiert mit 1″. Damit ist diese Übergangsform auf jene zurückgeführt, bei welcher sich an zwei nicht genau opponierte Kotyledonen Blätter mit einer Basis, die kleiner ist als der halbe Umfang, anschliessen (pag. 26); es folgen nunmehr auf der Seite des älteren Blattes 1″ zwei Blätter, dann ein einzelnes über 2 u. s. f., bis schliesslich durch Wachstumsunregelmässigkeiten die Richtung der Spirale bestimmt wird.

Häufiger als diese Stellung findet man diejenige mit verschieden hoher Insertion der Kotyledonen. Einen solchen Fall beobachtete ich z. B. bei Brassica oleracea $\left(\text{Basis} > \frac{U}{2}\right)$. Hier folgte auf die drei Kotyledonen ein opponiertes Blattpaar, dessen Blätter ungefähr einander gleich waren. Von den drei Kotyledonen standen zwei in gleichem Niveau, das dritte etwas höher. Die Anlage der Blätter 1 und 1′ erfolgte dann senkrecht zur Mediane des höher stehenden Keimblattes. Nunmehr war die Entwickelung wie früher.

Die gleiche Stellung der Kotyledonen bei einer den Stengel weniger als halb umfassenden Blattbasis fand ich bei einer Keimpflanze von Pirus Malus. Hier war der Druck des höher stehenden Kotyledos grösser, als der der beiden tiefer stehenden.

Es erfolgte demnach die Anlage eines einzelnen ersten Blattes zwischen C und C′, und sodann eines Paares zu beiden Seiten von C″. Die Blätter des letzteren zeigten schon einen kleinen Unterschied in der Ausbildung, es war damit also schon die Richtung der Spirale entschieden.

Sind endlich die Kotyledonen so gestellt, dass einer derselben tiefer steht als die beiden anderen, wie ich es in einem Falle bei Sinapis alba $\left(B < \frac{U}{2}\right)$ beobachtete, so rücken die Blätter des 1. Paares nach dem tiefer inserierten Keimblatt C herüber. Sodann erfolgt in diesem Falle die Anlage eines einzelnen Blattes zwischen den beiden anderen Kotyledonen C′ und C″, u. s. f. Auch dieses Verhalten ist von nun an einem früher geschilderten analog. — Kommt in diesen Fällen noch die schiefe Insertion in betracht, so wird natürlich die ganze Entwickelung noch komplizierter, jeder Einzelfall bietet dann seine Besonderheiten.

Kurze Gesamtübersicht.

Fassen wir nunmehr die Ergebnisse vorliegender Untersuchung noch einmal kurz zusammen:

Als bestimmende Faktoren treten uns entgegen[5]):

1. Der Kontakt der jüngeren Anlagen mit vorhergehenden, also mit anderen Worten die Beschaffenheit des Unterbaues,
2. die relative Grösse der Blattorgane,
3. geringe Schwankungen der Grösse der Organe zu Gunsten der Raumausfüllung.

Aus 1 ergiebt sich: Die jungen Organe müssen bei ihrem Wachstum die älteren zur Seite drängen. Ein älteres Organ giebt hierbei um so leichter nach, je weiter der Angriffspunkt der Wirkung von seiner Ansatzstelle entfernt ist. Auf der Oberfläche des Stammscheitels in derselben Höhe Stellen höheren und niederen Druckes. Neue Anlagen stets an letzteren. Die Organe besitzen bestimmte Form und Festigkeit, daher „Lücken“ zwischen denselben. Die Lücke ist zugleich eine Stelle niederen Druckes. Solche Lücken stets auch neben den beiden Seiten-

[5]) „Blattstellungen“, pag. 57.

rändern des jüngsten Blattes; also Grösse desselben von Wichtigkeit. Die jüngeren Organe drängen die älteren nur so weit vom Stammscheitel weg, dass sie sich normal entwickeln können, an den übrig bleibenden Stellen bleiben die älteren Organe mit dem Scheitel in Berührung. Die Pflanze zeigt das Bestreben, so bald als möglich die morphologisch gegebene Grösse der Organe zum Ausdruck zu bringen. Sind zwei Stellen gleichen niederen Druckes vorhanden, dann zwei Blattorgane, in der Anlage gleich, in der späteren Entwickelung oft eins von beiden durch günstigere äussere Einflüsse gefördert (namentlich Beleuchtung). So Störung der Symmetrie. Danach die einzelnen Typen bestimmt. Die hauptsächlichen wollen wir kurz charakterisieren:

Die Stellung des 1. Blattes, beziehungsweise Blattpaares ist nur bedingt durch den ersten der angeführten drei Faktoren:

a) Ein einzelnes erstes Blatt.

1. Es ist eine einzige Symmetrieebene vorhanden, dieselbe halbiert den Winkel der Keimblattmedianen. [Fall 3 und 4, pag. 8.] Die Mediane des 1. Blattes in der Symmetrieebene auf der Seite des tiefsten Punktes der Insertion, beziehungsweise im konvexen Winkel der Keimblattmedianen. Blatt 2 ebenfalls in der Symmetrieebene, mit 1 opponiert (Fig. 1, 11, 12).

Nun zwei Fälle:

a) $B < \frac{U}{2}$ [6]: Ein Blattpaar 3 und 3′ neben den Rändern von Blatt 1. Beide Blätter in der Anlage gleich, später oft ungleich (Einfluss älterer Blätter). (Fig. 11 u. 12.) Blatt 4 unabhängig davon im konvexen Winkel der Medianen von 3 und 3′. Jedoch: wenn $3 = 3'$, in der Mitte des Winkels, dann 5 opponiert, 6 und 6′ neben den Rändern von 4, ebenfalls anfangs gleich, später 6′ gefördert u. s. w.; wenn 3′ stärker als 3 wirkend: 4 nach 3 verschoben, 5 im konkaven Winkel der Medianen von 3 und 3′, ebenfalls nach 3 verschoben, u. s. w. Jedes Blatt im konvexen Winkel der Medianen der beiden vorhergehenden Blätter.

---

[6]) B = Blattbaasis. U = Stengelumfang.

b) $B > \frac{U}{2}$: Ein einzelnes 3. Blatt neben einem der Ränder des 2. Blattes. Blatt 4 ebenso neben einem Rande des 3., u. s. w. Jedes Blatt entsteht neben dem weniger wirksamen Rande des vorhergehenden; diese weniger wirksamen Ränder liegen homolog, also Spirale (Fig. 2a u. 2 b).

2. Es ist überhaupt keine Symmetrieebene vorhanden (Fall 5, pag. 9). Diese Stellungsart nur deutlich zu bemerken, wenn $B < \frac{U}{2}$: Die beiden ersten Blätter wie unter 1a geschildert, nur Blatt 1 nach dem tiefer stehenden Kotyledo verschoben, in der Regel auch 2. (Fig. 16a.) Blatt 3 im konvexen Winkel der Medianen von 1 und 2, mehr nach 1 herüber, Blatt 4 im konkaven, Blatt 5 im konvexen neben 3 u. s w. (Fig. 17.)

β) Ein erstes Blattpaar.

Es sind zwei Symmetrieebenen vorhanden (Fall 1, pag. 8), oder eine einzige, die zusammenfällt mit der gemeinschaftlichen Medianebene der Kotyledonen (Fall 2, pag. 8), Hauptachsen der Insertionsflächen also stets horizontal: Die zwei Stellen niederen Druckes liegen, wenn:

1. Die Kotyledonen in gleicher Höhe: senkrecht zur Medianebene derselben. 1. Blattpaar dekussiert. (Fig. 5, 20.)

a) $B < \frac{U}{2}$: Auch das 2. Blattpaar dekussiert u. s. f. Aber Raum zwischen Rändern nicht ganz ausgefüllt, Verschiebung der Blätter eines Paares nach einer Seite hin. (3 u. 3′ in Fig. 20.) Dabei anfangs gleich, später eins bevorzugt. Nächstes Blatt (4 der Fig. 20) im konvexen Winkel der Medianen von 3 und 3′, wenn $3 = 3'$ in der Mitte, sonst mehr nach 3 herüber u. s w.

b) $B > \frac{U}{2}$: Stellung von 2 und 3 ebenfalls opponiert, aber 2 tiefer und zuweilen die Mediane desselben nicht senkrecht zur Mediane von 1 und 1′ (Fig. 5). Nun 4 neben dem weniger wirksamen Rande von 3 u. s. w., genau wie α 1b, nur ein, erstes Blattpaar „eingeschoben“.

2. Höheninsertion verschieden: von der Senkrechten abweichend. Beide Blätter des 1. Paares konvergieren nach dem tiefer stehenden Keimblatt zu (Fig. 13a), oder die Hauptachsen der Insertionsflächen neigen sich nach diesem. (Fig. 3).

Stets ein einzelnes Blatt 2. Dieses über dem höher stehenden Kotyledo, wenn 1 und 1′ konkaven Winkel bilden, über dem tiefer stehenden, wenn 1 und 1′ schief inseriert. Blatt 3 mit 2 opponiert und höher. In bezug auf 4 gilt dasselbe wie bei α 1a und b für Blatt 3. Also:

a) $B < \frac{U}{2}$: Ein Blattpaar 4 und 4′ konvergiert nach 2 herüber; beide Blätter anfangs gleich, später eins von beiden gefördert.

b) $B > \frac{U}{2}$: Ein einzelnes 4. Blatt neben einem der Ränder des dritten u. s. w., also wie β 1b, nur Stellung des Blattes 2 eindeutig bestimmt.

Die Untersuchungen zu vorliegender Arbeit wurden zum grössten Teil während des Winter-Semesters 1889/90 im botanischen Institut der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin unter der Leitung des Herrn Professor Dr. S. Schwendener ausgeführt. Möge es mir gestattet sein, diesem meinem hochverdienten Lehrer an dieser Stelle meinen innigsten Dank abzustatten. Auch Herrn Dr. A. Weisse bin ich für die freundlichen Ratschläge, die er mir bei den verschiedensten Gelegenheiten zu Teil werden liess, zu Dank verpflichtet.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Querschnitt durch eine etwa 7 Tage alte Keimpflanzen von Lactuca sativa. Schiefe Insertion der Kotyledonen. Blatt 1 und Blatt 2 stehen opponiert und in ungleicher Höhe. Die gemeinschaftliche Mittellinie beider Blätter halbiert den Winkel der Kotyledonenmedianen.

Fig. 2, a. Querschnitt durch eine etwa 7 Tage alte Keimpflanze von Lactuca cativa. Stellung der Kotyledonen wie in Fig. 1. Blatt 3 bereits entwickelt.

b. Querschnitt durch eine etwa 10 Tage alte Keimpflanze derselben Art. Fortsetzung der Fig. 2a, Blatt 4 schon angelegt.

Fig. 3. Querschnitt durch eine 7 Wochen alte Keimpflanze von Chrysanthemum Leucanthemum. Die Kotyledonen waren gerade inseriert und genau opponiert. 1 und 1′ zeigen schiefe Insertion. 2 und 3 senkrecht zur Mediane von 1 und 1′

Fig. 4. Schematische Figur (vergl. den Text, pag, 16).

Fig. 5. Querschnitt durch eine 6 Wochen alte Keimpflanze von Inula Helenium. 1 und 1′ wie bei Fig. 3, jedoch gerade inseriert. 2 ausnahmsweise über 1.

Fig. 6. Querschnitt durch eine etwa 3 Wochen alte Keimpflanze von Phaseolus vulgaris. Kotyledonen und 1. Blattpaar dekussiert, Stipeln des letzteren verwachsen.

Fig. 7. Querschnitt durch eine etwa 3 Wochen alte Keimpflanze von Trifolium incarnatum. Schnitthöhe eine geringe Strecke oberhalb des Stammscheitels. Vor 1 grosse Lücke.

Fig. 8. Querschnitt durch eine etwa 3 Wochen alte Keimpflanze von Medicago hispida. In den Achseln von Blatt 1 und 2 Axillarknospen. Drehung der gemeinsamen Mediane von 3 und 4.

Fig. 9. Querschnitte durch eine etwa 6 Wochen alte Keimpflanze von Polygonum alpinum. Der Stammscheitel ist von Blatt 3 vollständig eingeschlossen. 2 und 3 opponiert.

Fig. 10. Querschnitt durch eine 3 Wochen alte Keimpflanze von Ranunculus acer. Die Ränder des 1. Blattes greifen jenseits des Stengels übereinander.

Fig. 11. Querschnitt durch eine 3 Wochen alte Keimpflanze von Lepidium sativum. Blatt 2 höher als 1, 3 und 3′ nach 1 herüber. 4 über 2, und 5 zwischen 3 und 3′.

Fig. 12. Querschnitt durch eine 14 Tage alte Keimpflanze von Tropaeolum maius. Kotyledonen nur sehr lose mit den Blättern verbunden. 1 tiefer als 2. Zwischen 3 und 3′ schon ein deutlicher Unterschied.

Fig. 13a und b. Querschnitte durch 9 Wochen alte Keimpflanzen von Pirus Malus. C′ höher als C, aber beide genau opponiert. 1 und 1′ nach C herüber. 2 über C′.

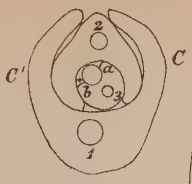
Fig. 14a und b. Querschnitte durch 9 Wochen alte Keimpflanzen von Verbascum Thapsus. Wie Fig. 13. Fortsetzung.

Fig. 15. Schematische Figur. Beeinflussung des Stammscheitels, wenn die Kotyledonen schief und nicht genau opponiert inseriert sind. (Vergl. Text, pag. 31).

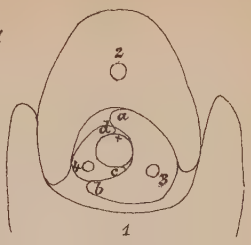
Fig. 16a. Querschnitt durch eine 16 Tage alte Keimpflanze von Nicotiana Tabacum.

b. von Malva silvestris. Kotyledonen schief inseriert und in verschiedener Höhe.

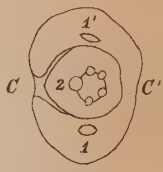
1.



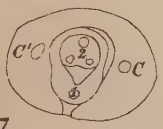
2 a.



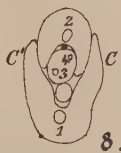
2 b.



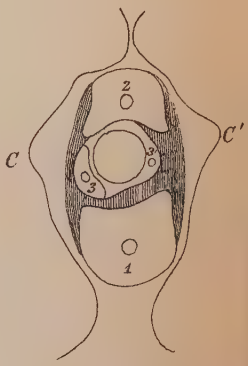
3



7.



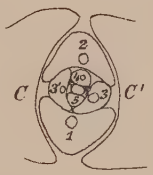
8.



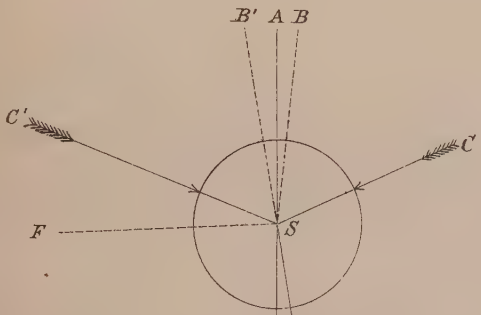
12.

9.

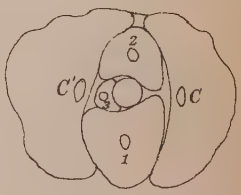
10.



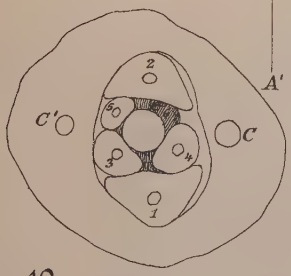
11.



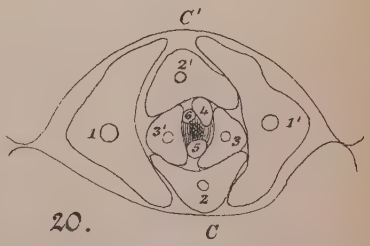
15.



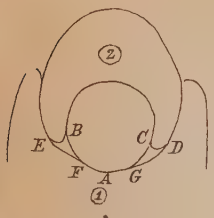
16 a.



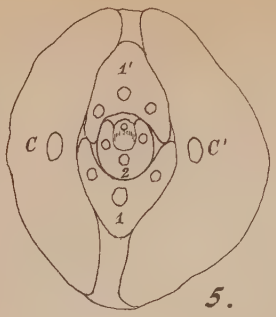
19.



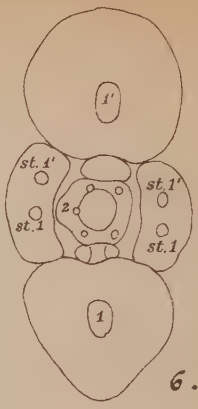
20.



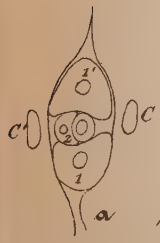
4.



5.

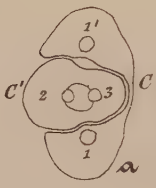


6.

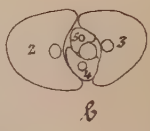


a 13.

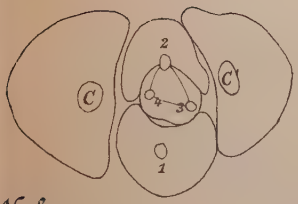
b



a 14.

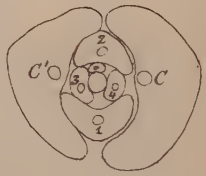


b

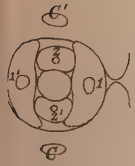


16 b.

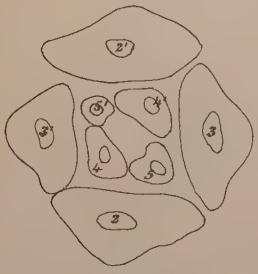
17.



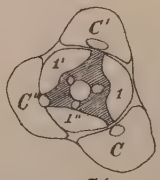
18.



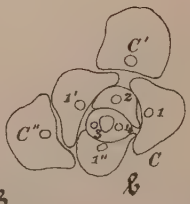
21.



22.



a



23. b

Autogr. d. lith. Anst. v. C. L. Keller Berlin S.

Fig. 17. Querschnitt durch eine etwa 5 Wochen alte Keimpflanze von Nicotiana Tabacum. Wie Fig 16, Fortsetzung.

Fig. 18. Querschnitt durch eine etwa 3 Wochen alte Keimpflanze von Delphinium Consolida. Kotyledonen wie in Fig. 16, Blattanlagen verhältnismässig klein. Blatt 5 füllt den konvexen Winkel der Medianen von 3 und 4 nicht aus.

Fig. 19. Querschnitt durch eine 8 Tage alte Keimpflanze von Papaver somniferum. Wie Fig. 18. Anlage von Blatt 6 neben Blatt 5 im konvexen Winkel der Medianen von 3 und 4.

Fig. 20. Querschnitt durch eine 11 Tage alte Keimpflanze von Helianthus annuus. 3 und 3′ schon nicht mehr genau opponiert.

Fig. 21. Schematische Figur zur Verdeutlichung der Einwirkung älterer als der letzten Blätter bei Anlage von neuen. (Text, pag. 37)

Fig. 22. Querschnitt durch eine 8 Tage alte Keimpflanze von Helianthus annuus. Ganz unregelmässiges Verhalten. Die Blätter 4. 4′, 5 und 5′ alternierend mit 2, 2′, 3, 3′.

Fig. 23. Querschnitte durch eiue etwa 6 Wochen alte Keimpflanze von Oenothera biennis. Die 3 Kotyledonen bilden einen Quirl. Die ersten Blätter mit diesen alternierend.

Thesen.

I.

Die Diastasewirkung ist weder auf die direkte Thätigkeit von Bakterien, noch auf die lebender Protoplasmagebilde überhaupt, zurückzuführen.

II.

Die Wortmannsche Auffassung des Windens ist nicht imstande, die an Schlingpflanzen thatsächlich beobachteten Vorgänge zu erklären.

III.

Es ist nicht statthaft, die spiralige Blattstellung als die ursprüngliche und die quirlige als eine daraus hervorgegangene, phylogenetisch jüngere zu betrachten.

VITA.

Natus sum Andreas Emilius Bernhardus Rosenplenter in vico Olvenstedt, sito prope urbem Magdeburg, anno h. s. LXVII, die XVI mensis Maii, patre Andrea, matre Margaretha e gente Heinrichs, quos vivos magnopere veneror. Fidei addictus sum evangelicae. Litterarum elementis imbutus a vere anni h. s. LXXVIII scholam Guerickianam Magdeburgensem frequentavi, quam reliqui die VIII. mensis Martii anno h. s. LXXXVI, testimonium maturitatis nactus. Inde Halam me contuli, ubi auctumno eiusdem anni in gymnasio reali Franckiano examen supplementare superavi. Tum in numerum civium Almae Matris Berolinensis receptus sum, ut studiis philosophicis me darem. Ab eodem tempore usque ad Cal. Oct. anni sequentis officio militari perfunctus sum. Per octo semestria studiis naturalium rerum et mathematicis operam dedi.

Praeceptores mihi fuerunt: Bashford, Dilthey, Ebbinghaus, Engler, Finkener, Fock, Gabriel, Hayduck, Hensel, Klein, Korschelt, Kundt, Lommatzsch, Paulsen, Pernet, Pringsheim, Rammelsberg, Schulze, Schwendener, Volkens, Westermaier, Zeller, quibus viris illustrissimis optime de me meritis, imprimis autem professori celeberrimo S. Schwendener, gratias ago maximas.